

**ZUR KENNTNIS DER GATTUNG JASSARGUS ZACHVATKIN  
(HOMOPTERA AUCHENORRHYNCHA)**

**Versuch einer phylogenetischen Analyse anhand morphologischer  
und funktioneller Befunde der ektodermalen Genitalarmaturen beider  
Geschlechter, zoogeographischer und ökologischer Daten**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
der Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

---

vorgelegt von  
Klaus Schulz  
aus Herne/Westfalen

1977

---

Marburg/Lahn 1976



**ZUR KENNTNIS DER GATTUNG JASSARGUS ZACHVATKIN  
(HOMOPTERA AUCHENORRHYNCHA)**

**Versuch einer phylogenetischen Analyse anhand morphologischer  
und funktioneller Befunde der ektodermalen Genitalarmaturen beider  
Geschlechter, zoogeographischer und ökologischer Daten**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
der Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von  
Klaus Schulz  
aus Herne/Westfalen

Marburg/Lahn 1976



Von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Philipps-Universität  
Marburg/Lahn als

Dissertation angenommen am 23. 8. 1976

Tag der mündlichen Prüfung am 12. 1. 1977

Berichterstatter Prof. Dr. Reinhard Remane

Mitberichterstatter Prof. Dr. Heinrich Otto von Hagen

## INHALTSVERZEICHNIS

|         |                                                                                  |    |
|---------|----------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1.      | Einleitung: Problem und Aufgabenstellung                                         | 1  |
| 2.      | Zur Erforschungsgeschichte der Gattung<br>Jassargus ZV.                          | 8  |
| 2.1     | Merkmale, Angehörige und systematische<br>Stellung                               | 8  |
| 2.2     | Bisherige Angaben zur Verbreitung, Öko-<br>logie und Biologie der Jassargus-Taxa | 11 |
| 3.      | Material und Methode                                                             | 14 |
| 4.      | Struktur und Funktion der Genitalarmaturen                                       | 18 |
| 4.1     | Die männliche Genitalarmatur                                                     | 19 |
| 4.2     | Die weibliche Genitalarmatur                                                     | 23 |
| 4.3     | Die funktionsmorphologische Interpretation<br>der Kopulationsendphase            | 30 |
| 5.      | Die Angehörigen der Gattung Jassargus<br>ZACHVATKIN                              | 34 |
| 5.1     | Subgenus Jassargus s. str. ZV.                                                   | 35 |
| 5.1.1   | J. distinguendus (FL.)                                                           | 35 |
| 5.1.2   | J. curvatus RIB.                                                                 | 39 |
| 5.1.3   | J. geresensis LD.                                                                | 40 |
| 5.1.4   | J. franzi RE. S.                                                                 | 42 |
| 5.1.5   | J. obtusivalvis (KBM.)                                                           | 44 |
| 5.1.6   | J. avennicus RIB.                                                                | 47 |
| 5.1.7   | J. bicorniger (TH.)                                                              | 49 |
| 5.1.8   | J. hartigi (WG.)                                                                 | 50 |
| 5.1.9   | J. graecobtusulus RE. S.                                                         | 52 |
| 5.2     | Subgenus Arrailus RIB.                                                           | 54 |
| 5.2.1   | J. flori (FIEB.)                                                                 | 54 |
| 5.2.2.1 | J. alpinus neglectus (TH.)                                                       | 57 |
| 5.2.2.2 | J. alpinus alpinus (TH.)                                                         | 60 |

|         |                                                                             |     |
|---------|-----------------------------------------------------------------------------|-----|
| 5.2.2.3 | <i>J. alpinus alemannicus</i> WG.                                           | 60  |
| 5.2.2.4 | <i>J. alpinus cebennicus</i> RIB.                                           | 61  |
| 5.2.2.5 | <i>J. alpinus carpaticus</i> LOGV.                                          | 62  |
| 5.2.3   | <i>J. altaicus</i> MITJ.                                                    | 63  |
| 5.2.4   | <i>J. bobbicola</i> RE. S.                                                  | 64  |
| 5.2.5   | <i>J. baldensis</i> RE. S.                                                  | 66  |
| 5.3     | Subgenus <i>Aurkius</i> RIB.                                                | 67  |
| 5.3.1   | <i>J. repletus</i> (FIEB.)                                                  | 67  |
| 5.3.2   | <i>J. refractus</i> LOGV.                                                   | 69  |
| 5.3.3   | <i>J. heptapotamicus</i> MITJ.                                              | 70  |
| 5.4     | Subgenus <i>Sayet</i> RIB.                                                  | 70  |
| 5.4.1   | <i>J. sursumflexus</i> (TH.)                                                | 70  |
| 5.4.2   | <i>J. cordiger</i> (RIB.)                                                   | 74  |
| 5.4.3   | <i>J. allobrogicus</i> (RIB.)                                               | 76  |
| 5.4.4   | <i>J. bavaricus</i> (RIB.)                                                  | 79  |
| 5.4.5   | <i>J. hispanicus</i> RE. S.                                                 | 79  |
| 5.4.6   | <i>J. caucasicus</i> LOGV.                                                  | 81  |
| 5.5     | Spezies mit bisher ungeklärter subgenerischer Stellung                      | 84  |
| 5.5.1   | <i>J. bisubulatus</i> (TH.)                                                 | 84  |
| 5.5.2   | <i>J. bispinatus</i> (TH.)                                                  | 87  |
| 5.5.3   | <i>J. latinus</i> (WG.)                                                     | 89  |
| 5.5.4   | <i>J. bucerus</i> DLAB.                                                     | 92  |
| 5.5.5   | <i>J. kurdicus</i> RE. S.                                                   | 94  |
| 5.5.6   | <i>J. ucrainicus</i> LOGV.                                                  | 96  |
| 5.5.7   | <i>J. firmus</i> LOGV.                                                      | 98  |
| 5.5.8   | <i>J. japheticus</i> EM                                                     | 100 |
| 5.5.9   | <i>J. lunaris</i> LOGV.                                                     | 102 |
| 5.5.10  | <i>J. infirmus</i> ISH.                                                     | 102 |
| 5.5.11  | <i>Deltocephalus ignoscus</i> FIEB.                                         | 103 |
| 5.5.12  | <i>Deltocephalus flebilis</i> FIEB.                                         | 103 |
| 5.6     | Resümee                                                                     | 103 |
| 6.      | Phylogenie und Taxonomie                                                    | 112 |
| 6.1     | Speziation und Differenzierung der Genitalarmaturen                         | 112 |
| 6.2     | Anmerkungen zu einigen praktischen Problemen der Stammesgeschichtsforschung | 120 |

|      |                                                                               |     |
|------|-------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 6.3  | Die Stellung innerhalb des Tribus Paralimnini (Variationsbreite der Merkmale) | 123 |
| 6.4  | Die Rekonstruktion der Phylogenese                                            | 140 |
| 7.   | Verbreitung, Ökologie und Biologie                                            | 161 |
| 7.1  | Jassargus s. str. ZV.                                                         | 161 |
| 7.2  | Obtujargus subgen. nov.                                                       | 165 |
| 7.3  | Arrailus RIB.                                                                 | 171 |
| 7.4  | Aurkius RIB.                                                                  | 177 |
| 7.5  | Sayetetus RIB.                                                                | 178 |
| 7.6  | Pontojargus subgen. nov.                                                      | 181 |
| 8.   | Zusammenfassung                                                               | 181 |
| 9.   | Literaturverzeichnis                                                          | 189 |
| 10.  | Erläuterungen zu den Abbildungen und Verbreitungskarten                       | 206 |
| 10.1 | Morphologie                                                                   | 206 |
| 10.2 | Verbreitung                                                                   | 212 |
| 11.  | Abbildungen                                                                   |     |



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

"In der Geschichte des Lebens erweist sich die Natur als eine große Künstlerin. Kunst ist aber weder Zufall noch Willkür, sondern Erfüllung großer Gesetze."

"Der Sinn dieses Schauspiels ist uns nicht bekannt, sei es nicht jener der Selbstbewußtseinswerdung Gottes."

L. v. BERTALANFFY

## 1. Einleitung: Problem und Aufgabenstellung

Am Anfang jeder Beschäftigung mit der Natur steht das einfache Wahrnehmen und Beschreiben dessen, was ist. Was uns an irgendeinem organismischen Gebilde zuerst auffällt, ist die Tatsache, daß es jedesmal eine besondere Gestalt besitzt. Gestaltung ist durchaus eine charakteristische Eigenschaft der lebenden Natur. Die Erforschung der Gestalt ist für die Biologie daher die erste, einfachste und grundlegendste Weise der Erkenntnis (vgl. MEYER-ABICH, 1963 : 47).

Für die Phylogenie, als die Wissenschaft von der Geschichte der Organismen, ist aber nicht die "Gestalt", sondern die "Art" der naturgegebene Sachverhalt. Eine Art stellt eine Fortpflanzungsgemeinschaft aus einer Gruppe natürlicher Populationen dar, die wenigstens potentiell durch internen Genfluß ausgezeichnet und fortpflanzungsmäßig von anderen solchen Gruppen isoliert ist. Als Fortpflanzungsgemeinschaft ist sie sowohl in ökologischer als auch in genetischer Hinsicht eine Einheit (vgl. MAYR 1969 a : 314). Sie stellt sich damit als eine bestimmte genetische Organisationsform dar, die gleichzeitig die Grundlage für die Veränderung der Gestalt, auch in Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen, und die für das richtige Funktionieren erforderliche Erhaltung von Strukturen bildet.

Die Bedeutung der Morphologie für die Phylogenie begründet sich darauf, daß verschiedene Arten sich meist (nicht notwendigerweise immer) auch erkennbar morphologisch unterscheiden. Diese morphologischen Unterschiede zwischen nahe verwandten

Arten sind allerdings im ersten Ansatz häufig kaum wahrnehmbar. Dafür können zwei Gründe angeführt werden:

- a) Die Evolutionsgeschwindigkeit ist von Taxon zu Taxon verschieden und auch im historischen Ablauf nicht konstant, so daß selbst bei lange andauernder Separation und Isolation von Populationen der Grad struktureller Differenzierung nicht sehr weit fortgeschritten sein muß.
- b) Je geringer der zeitliche Abstand zur Unterbrechung der genetischen Kontinuität von "Schwestergruppen" ist, um so geringer wird erwartungsgemäß der inzwischen erreichte morphologische Differenzierungsgrad sein.

Hinsichtlich der morphologischen Unterschiede, die sich dann noch nachweisen lassen, wurde beobachtet, daß diese einmal überproportional häufig, von Ausnahmen abgesehen, an ontogenetisch sich spät entwickelnden Strukturen nachzuweisen sind. Zum anderen liegen sie oft verdeckt im Körperinneren, so daß sie von außen nicht sichtbar sind. In manchen Fällen scheinen sie einem direkten Zugriff der Selektion auf diese Weise entzogen zu sein.

Dies ist auch bei den hier zu behandelnden Zikaden der Fall. Von den zur Unterscheidung der Taxa herangezogenen Merkmalen sind die sich erst spät entwickelnden Singapparate bei den Cicadellidae Deltocephalinae gemessen an der Formenvielfalt anderer Strukturen erstaunlich einheitlich gebaut. Flügeladerung und -zeichnung sind häufig innerartlich so variabel, daß meist nur eine Unterscheidung nach den auffallend formkonstanten, charakteristisch gebauten männlichen Genitalarmaturen möglich ist. Diese Strukturen stellen neben ihrer taxonomischen Bedeutung damit auch die Basis dar für eine phylogenetische Untersuchung aufgrund morphologischer Merkmale.

THEN 1896 war der erste, der die Arten der alten Cicadelliden-Gattung Deltocephalus BURMEISTER, 1838 auch nach dem Bau der inneren männlichen Genitalarmaturen charakterisierte.

Die Bedeutung der Genitalarmaturen für die Taxonomie liegt vor allem darin, daß sie bei hoher interspezifischer Formenvielfalt eine große intraspezifische Formkonstanz aufweisen, sodaß mit ihrer Hilfe eine taxonomische Bestimmung selbst dann noch möglich ist, wenn die anderen Merkmale, sei es durch große Ähnlichkeit, sei es durch erhebliche Variabilität, versagen. Hinzu kommt, daß die männlichen Genitalarmaturen an einer solchen Untersuchungen günstigen, leicht zugänglichen Position am Körper liegen, so daß sie heute für fast alle Taxa hinreichend geklärt sind.

Die Erforschung der Genitalstrukturen der Zikadenweibchen ist aber im Vergleich zu denen anderer Insektenordnungen (z. B. Lepidoptera, Orthoptera u. a.), wo eine weitgehende Determination der Weibchen bis auf Artniveau längst möglich ist, nicht so weit vorangeschritten. Hier besteht eine empfindliche Lücke in der Erforschung der Zikaden.

Merkmalstragende, in viel stärkerem Maße als bei den Männchen schon von außen sichtbare Strukturen fand man bei den Weibchen in der Gestalt des Hinterrandes des Sternits VII. Vor allem ältere Autoren (z. B. KIRSCHBAUM, FIEBER u. a.) zogen diese Merkmale zur Taxonomie in einigen Fällen auch auf Artniveau heran. Trotz der Versuche, vor allem amerikanischer Autoren, auch andere Merkmale zur Taxonomie heranzuziehen, sind aber die Weibchen in der Praxis bis heute in einigen Gruppen habituell ähnlicher Cicadelliden-Taxa unbestimmbar. Die chitinmorphologische Feinstruktur vor allem der Endteile der medianen Gonapophysen benutzten zur Charakterisierung von Taxa vorwiegend auf höherem als Speziesniveau: READIO (1922), FENNAH (1944, 1945), BAILLY-MAITRE (1955) u. a. Zur Charakterisierung auch auf Speziesniveau wurden vor allem folgende Merkmale herangezogen: die Gestalt der lateralen Gonapophysen (WAGNER 1950), ihre Oberflächenstruktur (JANSSON 1973), die Umrißgestalt der Ovipositorbasis und die Form innerer Fortsätze der medianen Loben des Ovipositors (YOUNG & BEIRNE 1958, GREENE 1971 u. a.). Der Bereich um die Kopulationsöffnung wurde dabei nicht eingehender untersucht.

Es gehört zum Wesen wissenschaftlicher und damit auch biologischer Forschung, die inneren Gesetzmäßigkeiten ihrer Objekte zu verstehen, d. h. ihren Gegenstand in Abhängigkeit der ihn vielfältig bedingenden und formenden Faktoren zu sehen, um seine Entstehung, seine Gestalt und Funktion, sowie seine mögliche Weiterentwicklung daraus ableiten zu können. Der grundlegende Zusammenhang von Struktur und Funktion ist aber für die Genitalarmaturen der Cicadelliden bislang nicht hinreichend geklärt.

Zwar liegen eine Reihe von Studien zur Ovipositormechanik (z. B. SMITH 1969, MÜLLER 1942) vor, aber außer der Arbeit von KUNZE (1959) über die Funktionsanatomie der Genitalarmaturen beider Geschlechter für die Deltoccephaline *Euscelis plebejus* (FALL.) und mehrerer Typhlocybinen-Taxa liegen keine Untersuchungen über den Ablauf der Kopulation und die Korrelation der Genitalarmaturen in der Endphase der Kopulation vor, die die männlichen und weiblichen Genitalarmaturen in ihrer funktionellen Abhängigkeit beschreiben. Aber gerade diese Funktion ist aufs Engste mit der Stammesgeschichte als der Abfolge von Generationen, die evolutiv verändert werden, verbunden, und die für die Rekonstruktion der Phylogenese wichtigen Merkmale müssen vielfach aus diesem Funktionskreis bezogen werden, da andere, wie oben gezeigt, nicht zur Verfügung stehen. Da die Phylogenie nicht die Entwicklung einzelner Merkmale, sondern den ganzen Organismus als Holomorphe in seiner Entstehung zu berücksichtigen hat, wäre die Einbeziehung der funktionsmorphologisch korrelierten Partien der Genitalarmaturen beider Geschlechter von großer Bedeutung.

Die bisher vorgelegten Entwürfe eines phylogenetischen Systems der Zikaden berücksichtigen, wenn überhaupt Merkmale der Genitalarmatur hinzugezogen wurden, nur die der Männchen. Da bei den Cicadelliden kaum etwas über die Evolution der Genitalstrukturen bekannt ist, kommen die verschiedenen, neueren Autoren, z. B. EVANS (1946 a, 1946 b, 1947), OMAN (1949), WAGNER (1951) und EMELYANOV (1964), dabei zu z.T. sehr widersprüchlichen Ergebnissen. Innerhalb der Cicadelliden hat die

beobachtete Formenvielfalt vor allem der männlichen Genitalarmaturen zur Schaffung zahlreicher Gattungen geführt, ohne daß die Homologieverhältnisse der verwendeten Merkmale immer hinreichend geklärt wurden. So kann die Vermutung nicht abgewiesen werden, daß Taxonomie und Phylogenie der Cicadelliden häufig hypothetischer Natur, die Monophylie auch neuerer Taxa in manchen Fällen zu bezweifeln ist.

Innerhalb der Cicadellidae Deltocephalinae ist die Gattung *Jassargus* ZV. unter den paläarktisch verbreiteten Taxa der Paralimnini DIST. eine der artenreichsten Gattungen. Neben den ebenfalls sehr artenreichen, dabei aber sehr einförmig gebauten Gattungen *Mocuellus* RIB. und *Paralimnus* MATS. zeigt *Jassargus* beim gegenwärtigen Stand der Bearbeitung eine verblüffende Gleichförmigkeit hinsichtlich der äußeren Merkmale (Größe, Gestalt, Färbung, Flügeladerung und -zeichnung, Hinterrand des Sternits VII der Weibchen) bei einer ebenso verblüffenden und innerhalb des Tribus beispiellosen Mannigfaltigkeit der männlichen Genitalarmaturen (bes. Aedeagusbau und Gestalt des Pygophorventralrandes).

Dieses Genus erscheint daher geeignet, Untersuchungen einmal in Hinsicht auf die generische und übergenerische Gliederung des Tribus anzustellen und zum anderen hinsichtlich der Formenspezifität die allgemein interessante Fragestellung nach der funktionsmorphologischen Korrelation der männlichen mit den weiblichen Genitalarmaturen anzugehen.

Zur Klärung dieser Fragen sind folgende Untersuchungen durchzuführen:

1. Strukturaufklärung der weiblichen, ektodermalen Genitalarmaturen: Erste Hinweise darauf, daß auch andere merkmalstragende Strukturen als die bisher gebrauchten (Spitzen der medianen Gonapophysen, Ovipositorbasis) bei Weibchen der Cicadelliden vorkommen, erbrachten KUNZE (l. c.) Untersuchungen. Die besondere Gestalt des Aedeagusendteils wird dort von + genau entsprechenden Strukturen des Genitalraumdaches aufgenommen. Außerdem fand sich bei *Euscelis*

plebejus (FALL.) eine besondere Chitinstruktur ("Intervallenstück") im Bereich der Kopulationsöffnung.

Erste Hinweise darauf, daß bei Jassargus im Bau der weiblichen Genitalarmaturen ähnliche, z. T. hochdifferenzierte Strukturen existieren, ergaben frühere Untersuchungen mit anderer Zielsetzung, die aber ein genaues Studium der morphologischen Verhältnisse bei den Weibchen verschiedener Jassargusarten nötig machten (vgl. REMANE & SCHULZ 1973).

2. Strukturkorrelationen zwischen männlichen und weiblichen Genitalarmaturen: Angesichts der Formenspezifität der männlichen Genitalarmatur muß gefragt werden, ob sich auch bei Jassargus eine ähnliche Komplementarität wie bei den von KUNZE untersuchten Taxa nachweisen läßt. Von daher liegt es nahe, durch Kopulationsexperimente die strukturelle Korrelation beider Geschlechter zu analysieren und so Maßstäbe für die Bewertung der Genitalarmaturen und ihrer Merkmale für die Phylogenie zu gewinnen. Die Beobachtung, daß bei aus anderen Gründen sicherlich nicht nächstverwandten Arten die männlichen Genitalarmaturen in Details ihres Bauplanes oft sehr ähnlich gebaut sind, läßt die Existenz funktionsbedingter Homoiologien vermuten, die aber nur durch eine genauere Funktionsanalyse erkannt werden können (vgl. R. REMANE 1959: 385). Die Behauptung, daß die Genitalarmaturen beider Geschlechter wahrscheinlich am wenigsten von paralleler Evolution beeinflußt werden (FENNAH 1968: 169) muß kritisch geprüft werden, da auch bei Weibchen verschiedener Paralimninen-Taxa große Ähnlichkeiten im Bau der Genitalarmaturen vorzuliegen scheinen.
3. Ökologie und Zoogeographie: Phylogenie hat es mit dem Zusammenhang und der Entstehung von Arten zu tun. Da die Speziation meist nicht nur mit der Aufteilung einheitlicher Areale in mehrere getrennte (Speziation durch Separation, vgl. MAYR 1963), sondern auch mit einer neuen ökologischen Einnischung zu tun hat, ist die Untersuchung von Zoogeographie und Ökologie für die Rekonstruktion der Phylogenese von größtem Interesse. Die Sichtung der zoogeographischen, ökologischen und biologischen Daten muß daher ein weiteres

Ziel sein.

Über das Ausmaß innerartlicher Variabilität in Verbindung mit geographischer Verbreitung liegen für die meisten Jassargus-Taxa keine Untersuchungen vor. Die Bearbeitung von Populationen aus möglichst vielen Arealen des Verbreitungsgebietes hätte das Feststellen solcher Variabilität zum Ziel.

4. Entsprechend der vorangegangenen Überlegungen müssen die von RIBAUT (1952) geschaffenen Subgenera der Gattung auf ihre phylogenetische Einheitlichkeit geprüft, das ganze Genus hinsichtlich seiner Monophylie und Verwandtschaft mit anderen Paralimninen-Genera einer Revision unterzogen werden, in die die Kenntnisse der weiblichen Genitalarmaturen einbezogen werden sollten. Die Bedeutung dieser Untersuchungen für die gesamte generische und übergenerische Aufteilung nicht nur der Paralimninen ergibt sich nach dem bisher Gesagten von selbst.

An dieser Stelle sei all denen ganz herzlich gedankt, die die Durchführung der vorliegenden Arbeit ermöglicht haben: ganz besonders herzlicher Dank gilt dabei meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. REINHARD REMANE, für die Einführung in die phylogenetische Wissenschaft und dafür, daß er diese Studie mit großer Anteilnahme begleitet, unterstützt und durch zahlreiche Diskussionen entscheidend gefördert hat. Für die freundliche Bereitstellung von Untersuchungsmaterial danke ich Frau V. M. LOGVINENKO (Kiew), Herrn J. DLABOLA (Prag) und Herrn F. OSSIANNILSSON (Uppsala). Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen der weiblichen Genitalarmatur von *J. allobrogicus* (RIB.) fertigte Herr Dipl. Phys. CHRISTEN-HUSS (†) an. Zuletzt gilt Dank auch meinen Eltern und Pfr. K. VOLLMER, die die Arbeit ermöglichten und unterstützten, sowie Herrn E. HERTEL, der durch seine Diskussionsbeiträge die Arbeit in einer entscheidenden Phase förderte.

## 2. Zur Erforschungsgeschichte der Gattung *Jassargus* ZV.

### 2.1 Merkmale, Angehörige und systematische Stellung der Gattung:

Als BURMEISTER 1838 die Untergattung *Deltocephalus* beschrieb, sollte diese all jene Formen des Genus *Jassus* FABRICIUS 1803 aufnehmen, die einen spitzen Scheitel mit + langen gleichschenkeligen Kanten, die mit den Augen ein Fünfeck bildeten und eine quer verlaufende Medio-cubital-ader auf den Elytren zeigten. Allein von den paläarktisch verbreiteten Formen waren bald über 200 als Angehörige dieses Taxons beschrieben, die in ihrer Heterogenität dessen "künstlichen" Charakter schnell deutlich werden ließen.

Im Zuge der Aufgliederung dieses Taxons in Einheiten, die dem natürlichen System besser entsprechen sollten, schuf ZACHVATKIN 1933 b die Gattung *Jassargus* mit *Deltocephalus distinguendus* FLOR 1861 (= *D. pseudocellaris* FL. 1861) als Typusart und *Deltocephalus bisubulatus* THEN 1895, ohne nähere Angaben über die Gattungsmerkmale zu machen. Die von ihm angekündigte Studie zu diesem Genus ist nie erschienen.

Im Schwarm zahlreicher, neuer, vorwiegend westpaläarktischer Gattungen beschrieb RIBAUT 1946 die Gattung *Lausulus* ebenfalls mit der Typusspezies *Deltocephalus distinguendus* FLOR und weiteren 13 *Deltocephalus*-Arten: *D. obtusivalvis* KIRSCHBAUM 1868, *D. flori* FIEBER 1869, *D. bisubulatus* THEN 1895, *D. bispinatus* THEN 1895, *D. bicorniger* THEN 1895, *D. alpinus* THEN 1895, *D. neglectus* THEN 1895, *D. repletus* FIEBER 1869, *D. sursumflexus* THEN 1901, *D. allobrogicus* RIBAUT 1936 a, *D. cordiger* RIBAUT 1936 a, *D. parallelus* FIEBER 1869, *D. falleni* FIEBER 1869, sowie zwei neuen Taxa: *Lausulus curvatus* und *Lausulus cebennicus*, die aber erst in seiner Studie von 1952 von RIBAUT beschrieben werden. Nach den publizierten Angaben hätten 1946 auch hinzugezogen werden müssen *Deltocephalus bavaricus* RIBAUT 1936 a, der mit *L. sursumflexus* (TH.) verwandt sein sollte, sowie *Deltocephalus hartigi* WAGNER 1942, der mit *L. obtusivalvis* (KBM.) verwandt sein sollte.

Die strikte Synonymie der Gattungen, die beide auf die gleiche Typusart begründet sind, stellte OSSIANNILSSON (1948 a) fest.

Dem Namen Jassargus kam dabei die Priorität zu. Die Charakterisierung im Zuge der Neubeschreibung, die in Form eines Bestimmungsschlüssels erfolgte, berücksichtigte zur Abgrenzung gegen andere, neue Gattungen wie Adarrus, Mendreus u. a. ausschließlich Merkmale der männlichen Genitalarmatur.

Als Merkmale der Gattung gibt RIBAUT 1946 an:

Elytren symmetrisch, breit gerundet, mit einem durchscheinenden Dreieck an jedem der beiden äußeren Apikalnerven, interne und intermediäre Clavalnerven über die ganze Länge nicht verwachsen. Analrohr der Männchen dorsal vollständig sklerotisiert, kurz und herzförmig; dorsaler Pygoforausschnitt sehr schräg, fast senkrecht zur Körperlängsachse gestellt; am Ventralrand der Pygoforseitenloben ein einwärts gebogener Dorn in Höhe des Aedeagus-Sockels; Aedeagus symmetrisch; Konnektiv mit dem Aedeagus-Sockel beweglich verbunden, von der Gestalt eines Tennisschlägers oder langgestreckten Steigbügels, die Enden der Äste verwachsen; Apophyse der Styli an der Basis fast eben so breit wie an der Spitze, Innenrand konkav, vor dem Ende stark gesägt, die äußere laterale Apophyse kaum ausgeprägt; Subgenitalplatten ganzrandig mit uniseriaten Makrochäten.

Die Weibchen sind charakterisiert durch die sehr einheitliche Gestalt des Hinterrandes des Sternits VII, das seitlich nie sehr tiefe Ausschnitte zeigt.

Diese Liste wird 1952 von ihm ergänzt und der Formenvielfalt durch die Einrichtung von 4 Subgenera Rechnung getragen: Scheitel wenigstens so lang wie das Pronotum, an der Spitze mit einem Winkel von etwa  $90^{\circ}$ ; Elytren meist nicht vollständig entwickelt, Apikalzellen kurz mit schmalem, membranösem Anhang, die Achse der zentralen Apikalzelle fällt nicht mit der des Coriums zusammen.

Die Insertion des Aedeagus-Sockels am Sockel und die Lage des Phallotrema sind die Einteilungsprinzipien für die Subgenera, die von den 16 Lausulus-Arten alle aufnehmen außer: *L. bisulatus* (TH.), *L. bispinatus* (TH.) und *L. bicorniger* (TH.), offenbar weil sie in Frankreich nicht vorkommen. Die alten Arten *Deltocephalus parallelus* FIEB. und *Deltocephalus falleni* FIEB. werden nicht mehr aufgeführt, weil beide aufgrund der

unzureichenden Abbildungen nicht wiederzuerkennen und Verwechselungen nicht ausgeschlossen seien; *J. avennicus* RIB. 1952 kommt als neue Art hinzu.

Die Subgenera umfassen dann folgende Arten:

1. *Jassargus s. str.*: Aedeagusschaft inseriert dorsal oder in der Nähe des dorsalen Außenrandes des Sockels, Phallotrema ganz auf der dorsalen Seite; Typusart: *J. distinguendus* (FL.), weiterhin: *J. curvatus* RIB., *J. obtusivalvis* (KBM.), *J. avennicus* RIB. - nach dem oben Gesagten müsste auch *J. hartigi* (WG.) hierher gehören, sowie der *J. obtusivalvis*-ähnliche *J. bicorniger* (TH.).
2. *Arrailus*: Insertion des Schaftes wie oben, Phallotrema apikal, über die Dorsal- und besonders die Ventralseite ausgedehnt; Typusart: *J. flori* (FIEB.), weiterhin: *J. neglectus* (TH.), *J. alpinus* (TH.), *J. cebennicus* RIB.
3. *Aurkius*: Insertion des Schaftes wie oben, Phallotrema ganz auf der ventralen Seite der Spitze; Typusart: *J. repletus* (FIEB.).
4. *Sayetetus*: Aedeagusschaft inseriert ventral am Sockel, Phallotrema vollständig subapikal auf der Ventralseite; Typusart: *J. sursumflexus* (TH.), weiterhin: *J. cordiger* (RIB.), *J. allobrogicus* (RIB.) und implizit, obwohl hier nicht mehr erwähnt, *J. bavaricus* (RIB.).

Als weitere Arten, die später einbezogen oder neu beschrieben wurden, kommen hinzu:

*J. bisubulatus* (THEN 1896)

*J. latinus* (WAGNER 1942)

*J. (Arrailus) alpinus alemannicus* WAGNER 1958

*J. bucerus* DLABOLA 1958

*J. (Jassargus s.str.) geresensis* LINDBERG 1960

*J. lunaris* LOGVINENKO 1961

*J. ucrainicus* LOGVINENKO 1961

*J. infirmus* ISHIHARA 1961

*J. (Arrailus) alpinus carpaticus* LOGVINENKO 1963

*J. refractus* LOGVINENKO 1966

*J. (Sayetetus) caucasicus* LOGVINENKO 1966

*J. firmus* LOGVINENKO 1966

- J. japheticus EMEL'YANOV 1966  
J. heptapotamicus MITJAEV 1967  
J. (Arrailus) altaicus VILBASTE 1968  
J. (Jassargus s. str.) franzi REMANE & SCHULZ in litt.  
J. kurdicus REMANE & SCHULZ in litt.  
J. (Arrailus) bobbicola REMANE & SCHULZ in litt.  
J. (Arrailus) baldensis REMANE & SCHULZ in litt.  
J. (Sayetus) hispanicus REMANE & SCHULZ in litt.  
J. graecobtus                      REMANE & SCHULZ in litt.

Bei dem z. Z. gültigen Stand der systematischen Aufteilung der Cicadomorpha EV. 1946, der aber nur provisorisch<sup>1)</sup> ist, gehört die somit 36 Arten zählende Gattung Jassargus ZV. innerhalb der Familie Cicadellidae LATR. 1825 zur Unterfamilie Deltocephalinae FIEB. 1869 und zum Tribus Paralimnini DIST. 1908.

## 2.2 Bisherige Angaben zur Verbreitung, Ökologie und Biologie der Jassargus - Taxa:

Zur Verbreitung existieren bislang in der Literatur nur lückenhafte Angaben. Die Gattung ist demnach nur paläarktisch verbreitet, mit Artenhäufung in der Westpaläarktis (der in der orientalischen Region verbreitete Deltocephalus infirmus MEL. wird von ISHAHARA 1961 als Jassargus-Art betrachtet; diese Ansicht dürfte aber nicht zutreffen (vgl. unten), so daß die Verbreitung von Jassargus auf die Paläarktis beschränkt bliebe). Aus der Nearktis liegen keine Meldungen vor. In der Paläarktis reichen die Meldungen vom Ussuri (Maritime-Territory) und Korea im Osten (für J. repletus sec. NAST 1972 und für J. altaicus sec. VILBASTE 1968) bis nach Portugal (J. geresensis sec. LINDBERG 1960) im Westen, von Island (J. distinguendus sec. OSSIANILSSON 1947) und Nordskandinavien (J. distinguendus und J. neglectus

---

1) Es sei dazu nur darauf hingewiesen, daß METCALF's "General Catalogue of the Homoptera" (Fasc. VI, Part 10/1, 1967) die Cicadomorpha als Cicadelloidea und die Unterfamilie Deltocephalinae als eine eigene Familie Deltocephalidae führt.

sec. OSSIANILSSON 1947) bis nach Süditalien und sogar nach Nordafrika (*J. obtusivalvis* sec. RIBAUT 1952). Keine Meldungen liegen bisher aus dem saharosindischen Eremial vor.

Nach den Literaturangaben existieren neben Formen mit großem Verbreitungsareal, z. B. *J. repletus* auch solche mit relativ kleinräumiger Verbreitung, z. B. *J. hartigi* und *J. avennicus*. Eines der Taxa mit großem Verbreitungsareal ist *J. alpinus*, das mit einer von Westen nach Osten verlaufenden Merkmalsprogression verbunden in einer gegliederten Rassenkette verbreitet zu sein scheint (WAGNER 1958, vgl. auch unten).

Ebenso lückenhaft sind die Literaturangaben über Ökologie und Biologie. Allgemein findet man nur Biotopcharakterisierungen und Angaben aus Freilandbeobachtungen für einzelne Arten.

Die Daten in der Literatur scheinen dafür zu sprechen, daß für *Jassargus* ausschließlich Gramineen als Futterpflanzen in Frage kommen. Ob die Taxa potentiell polyphag oder oligophag an das Vorkommen einiger weniger oder nur einer Pflanzenart gebunden sind, ist noch weitgehend ungeklärt. Für einige Arten tritt gehäuft die Angabe spezifischer Gramineen auf, und zwar findet man für *J. allobrogicus* wiederholt *Aira flexuosa*, für *J. sursumflexus* *Molinia coerulea* als Nährpflanzen angegeben (vgl. z. B. WAGNER 1935, RIBAUT 1936, R. REMANE 1958). Außer der Studie von WALOFF & SOLOMON (1973), in der auch Zuchtexperimente für *J. distinguendus* durchgeführt wurden, liegen keinerlei experimentell gewonnene Untersuchungsergebnisse über Autökologie, Mikroklima-Präferenzen und Bindung an Wirtspflanzen vor.

Nach der von R. REMANE (1958) gegebenen Einteilung ist *Jassargus* zumindest in Mitteleuropa zu den "zyklischen Formen" zu rechnen, d. h. die Lebensläufe aller Individuen sind  $\pm$  synchronisiert, sodaß zu bestimmten Zeiten immer hauptsächlich Imagines oder Larven eines bestimmten Stadiums auftreten. Wenn eine Winterpause eingelegt wird, dann geschieht das offenbar im Eistadium. Die Arten aus niederen Lagen werden vermutlich alle als bivoltin anzusehen sein.

Dabei ist mehrfach die dunklere Körperfärbung von Tieren der Herbstgeneration im Vergleich zu den helleren der Frühjahrs-

generationen beobachtet worden (z. B. THEN 1901 für *J. sursumflexus*), so daß ein gewisser Einfluß des Klimas während der Larvalentwicklung auf die Färbung zu existieren scheint.

Das relativ häufige Vorkommen makropterer Weibchen und das Auftreten von Populationen mit sehr großer Individuenzahl wird ebenfalls häufiger berichtet (vgl. THEN 1895, 1901; VILBASTE 1964). Ökologisch und wirtschaftlich interessant wird die Gattung durch ihre Spezialisierung auf Gramineen, die Möglichkeit von Massenvorkommen und die zu Verbreitungsflügen (über längere Strecken wohl durch Windverdriftung - KUNZE 1937) befähigten makropteren Individuen. Zwar konnte bis jetzt keine direkt auf *Jassargus*-befall zurückzuführende Schädigung von wirtschaftlich bedeutsamen Kulturen (Getreide)<sup>1)</sup> verzeichnet werden, aber im Zusammenhang mit der Übertragung von Pflanzenviren (vgl. OKALI 1960, MUSIL 1961, EMEL'YANOV 1964, EMMRICH 1966) ist *Jassargus* als direkter Überträger oder Zwischenwirt nicht auszuschließen. Genauere Kenntnis von Nahrungs- und Brutbiologie wären daher wünschenswert. Nicht zuletzt auch in der Erforschung von Nahrungsketten anderer Organismen, die möglicherweise direkt oder indirekt schädigend auftreten, ist *Jassargus* wegen des großen Verbreitungsareals einiger Arten nicht uninteressant. Über Saisonvariabilität, wie sie MÜLLER (1942 ff) für *Euscelis* BR. nachweisen konnte, Lautverhalten und im Zusammenhang damit Partnerfindung und Kopulationsablauf, wie sie STRÜBING (1958, 1965, 1970) im Zusammenhang mit einer morphologischen und z. T. auch ökologischen Analyse von verwandten *Euscelis*-Taxa durchführte, ist für *Jassargus* bislang nichts publiziert.

---

1) *Jassargus*-Arten scheinen die Getreide nicht zu besiedeln. Eine Meldung von KUNTZE (1937) von *J. distinguendus* auf Roggen, Wintergerste und Winterweizen wurde nicht wieder bestätigt; es scheint sich um einen Zufallsfang zu handeln.

### 3. Material und Methode

Untersucht wurden ausschließlich Imagines. Das Material stammt aus Freilandfängen, die zum weitaus größten Teil in der Sammlung REMANE vorlagen, zum geringeren Teil vom Verfasser selbst in Nordhessen und im Harz unternommen wurden. Die Zuordnung der Weibchen zu den bislang allein determinierbaren Männchen erfolgte nach Möglichkeit durch das Untersuchen von "reinen Populationen", d. h. größeren Fangserien von einem Fundplatz, wo die Männchen alle zu einer Art gehörten. Diese Methode ist aber nur anwendbar, wenn:

- a) im Biotop eine ausreichend große Individuenzahl vorhanden ist,
- b) Männchen und Weibchen einer Art gleichzeitig auftreten,
- c) die an einem Ort vorkommenden Arten gleichzeitig nebeneinander auftreten, da man sonst nur Männchen einer und Weibchen einer anderen Art fängt.

Die meisten der nicht in Westeuropa vorkommenden Arten konnten durch großzügige Leihgaben von Frau V. A. LOGVINENKO (*J. lunaris* LOGV., *J. firmus* LOGV., *J. caucasicus* LOGV., *J. ucrainicus* LOGV., *J. refractus* LOGV., *J. alpinus carpaticus* LOGV., *J. bucerus* DLAB., *J. japheticus* EM.) von Herrn J. DLABOLA (*J. bucerus* DLAB., *J. alpinus neglectus* (TH.)) und Herrn F. OSSIANNILSSON (*J. alpinus neglectus* (TH.)) mindestens in einem Exemplar jedes Geschlechts, mit Ausnahme des Männchens von *J. japheticus*, ebenfalls untersucht werden. Durch die zahlreichen Eier in den Ovariolen erwiesen sich die Weibchen als nicht parasitiert und mußten mit ihren Strukturen damit innerhalb der normalen Variationsbreite liegen. Die beiden östlichen Arten *J. heptapotamicus* MITJ. und *J. altaicus* VILB. lagen nicht vor; sie wurden ebenso wie das Männchen von *J. japheticus* nur nach den Literaturangaben in die Untersuchungen einbezogen.

Die nach dem Fang mit Essigsäure-äthyl-ester getöteten Tiere wurden entweder gleich danach frisch präpariert oder lufttrocken in Tüten aufbewahrt. Zur genauen Untersuchung der ektodermalen, chitinösen Strukturen wurden die Abdomina bzw. die nach dem Aufweichen des Trockenmaterials in einer gesättigten Essigsäure-Atmosphäre herauspräparierten Genitalkomplexe teils direkt, teils nach Mazeration in etwa 10 %iger Kalilauge (KOH) auf dem siedenden Wasserbad untersucht, nachdem alles endo- und mesodermale Gewebe weitgehend zerstört war. Nach dem Wässern wurde das Material in Glyzerin überführt und darin untersucht.

Zur maßstabsgetreuen Wiedergabe wurden die Genitalarmaturen in der gewünschten Lage in Glyzerin-Gelatine fixiert und dann mit einem LEITZ-Zeichenapparat gezeichnet (in den schematischen Abbildungen sind durch Pfeile die Blickrichtungen für die gewählten Ansichten bei den Männchen (Abb. O.3) und bei den Weibchen (Abb. O.4) angedeutet). Die Untersuchung erfolgte bei wechselnden Beleuchtungsverhältnissen, durch die auch feinste Chitinstrukturen (z. B. dünne Verbindungshäute) erkennbar wurden, so daß sich das Anfärben als überflüssig erwies.

Die Strukturaufklärung konzentrierte sich bei den Männchen auf Pygofor, Analrohr, Subgenitalplatten, Styli, Konnektiv und Aedeagus, bei den Weibchen auf die Basis des Ovipositors, die Valviferen VIII und IX und die unmittelbar anschließenden Partien des Genitaltraktes. Die Struktur der Spitzen der medianen Gonapophysen und die weiter innenliegenden Teile des Genitaltraktes wurden nicht berücksichtigt.

Die in der Literatur z. T. unvollständigen und den Fragestellungen dieser Arbeit nicht immer genügenden Abbildungen nötigten dazu, von allen untersuchten Spezies Originalzeichnungen beider Geschlechter anzufertigen.

Serienpräparationen von Populationen aus möglichst vielen Bereichen des Verbreitungsgebietes einer Art und von verschiedenen Populationen eines Areals, die zu verschiedenen Jahreszeiten gefangen worden waren, dienten der Erfassung einer möglichen geographischen und saisonbedingten Variabilität

Insgesamt wurden etwa 750 Exemplare der Jassargus-Taxa untersucht. Von den z. Z. bekannten paläarktisch verbreiteten 64 Paralimninen-Gattungen wurden Männchen und Weibchen von 40 Arten aus 32 Gattungen als Vergleichsmaterial herangezogen. Für die anderen Taxa, auch die nearktischen, lag zum größten Teil die Originalliteratur vor.

Beim Streifnetzfang im Freiland findet man zwar gelegentlich auch Tiere in Kopula, aber wegen des Zufallcharakters und der Komplikationen beim Abtöten und Transportieren der fixierten Tiere ist dies eine wenig probate Methode, die Analyse der funktionsmorphologischen Korrelation beider Geschlechter in der Kopulationsendphase durchzuführen. Das Anlegen von Zuchten ist wegen mangelnder Kenntnis der Wirtspflanzen, der Brut- und Larvalbiologie der behandelten Arten schwierig und hätte den Rahmen dieser Studie gesprengt. Deswegen wurden Fänge von den erreichbaren Arten aus der Umgebung Marburgs in Klarsicht-Plastiktüten (Rauminhalt etwa 2 Liter) an den Gramineen gehalten, von denen sie abgefangen wurden: *J. sursumflexus* an *Molinia coerulea*, *J. allobrogicus* an *Aira flexuosa*, *J. obtusivalvis* an *Poa compressa*, *J. distinguendus* an einer Kollektion von verschiedenen Gramineen des Biotops (mit *Poa spec.*, *Nardus stricta* u. a. ). Die Tüten wurden aufgeblasen, oben leicht lösbar verschlossen und zur Vermeidung von sichthinderndem Kondenswasser von Zeit zu Zeit belüftet. Die so hergestellten "Terrarien" waren leicht überall am Fangplatz einzurichten, erlaubten eine gute Einsicht von allen Seiten und ließen sich zum Abtöten von kopulierenden Pärchen leicht öffnen. Das Abtöten und Fixieren von kopulierenden Tieren erfolgte durch schnelles Auftropfen von 1-2 Tropfen Chloräthyl ( $\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-Cl}$ ). Die so fixierten Tiere wurden entweder sofort unter dem Binokular untersucht und gezeichnet oder im Gefrierschrank (bei etwa  $-18^{\circ}\text{C}$ ) bis zur späteren Bearbeitung aufbewahrt. Auf diese Weise konnte die fixierte Stellung beliebig lange unverändert beibehalten werden. Fixiert wurden von *J. distinguendus* 4 Pärchen, von *J. obtusivalvis* 2 Pärchen,

von J. sursumflexus 2 Pärchen. Die Korrelation der männlichen und weiblichen Genitalarmaturen wurde bei den anderen Arten an herauspräparierten Genitalkomplexen unter dem Binokular durch künstliches Zusammenfügen untersucht.

Die hier gewählte Methode des Abtötens und Fixierens der kopulierenden Tiere durch Chloräthyl-Vereisung weist gegenüber den bisher zu diesem Zwecke verwandten Methoden entscheidende Verbesserungen auf: durch den auch bei Zimmertemperatur sehr hohen Dampfdruck von Chloräthyl und die damit verbundene hohe (negative) Verdampfungsenergie tötet es die so behandelten Tiere nahezu augenblicklich durch einen Kälteschock. Die Organismen sind bald von einer dichten Reifkruste überzogen und werden so schnell fixiert, daß Fluchtbewegungen kaum noch möglich sind und die Kopulationsstellung auf diese Weise unverändert fixiert wird. Diese Methode erscheint schon aus diesem Grunde brauchbarer als die von KUNZE (1959) benutzte (Einwerfen der kopulierenden Pärchen in CARNOYSche Lösung: 60 % Äthanol, 30 % Chloroform, 10 % Eisessig), da die Tiere dort nicht augenblicklich getötet werden. Außerdem findet auch im Experiment die Kopulation oft an schwer zugänglichen Stellen zwischen den Gramineenhalmen statt, so daß man die Pärchen nur durch größere Störungen erreichen könnte. Chloräthyl<sup>1)</sup> wird in Glasampullen mit einem leicht zu bedienenden Druckventil gehandelt, womit man mühelos einen Tropfen aus einiger Entfernung auf die gewünschte Stelle plazieren kann.

Der Einsatz der Chloräthyl-Vereisung auch zu anderen Zwecken, die eine schnelle und sichere Fixierung auch an schwerer zugänglichen Positionen erfordern, könnte auch in anderen Bereichen, z. B. beim Studium der noch nicht vollständig geklärten Eiablagemechanismen, erfolgreich eingesetzt werden.

---

1) Chloräthyl nach Dr. HENNING; Dr. G. F. HENNING chemische Fabriken Walldorf-Baden

#### 4. Struktur und Funktion der Genitalarmaturen

Es ist in diesem Zusammenhang nicht nötig, auf die Entwicklung der Genitalarmaturen in der Stammesgeschichte der Insekten und ihre Homologisierung mit den Arthropoden-Gliedmaßen einzugehen. Die sichere Homologie der einzelnen Teile innerhalb der hier behandelten Taxa ist unbestreitbar<sup>1)</sup>.

Die infolge ihres großen taxonomischen Wertes gute Kenntnis der männlichen Genitalarmaturen wurde schon erwähnt; ausgezeichnete Beschreibungen auch derjenigen von Jassargus-Arten liefern z. B. RIBAUT (1952), EMELYNOV (1964), u. a.

Bei den Weibchen liegen die Verhältnisse anders. Generelle Beschreibungen der Genitalarmatur findet man z. B. bei SNODGRASS (1933, u. a. für die nearktische Cicadellide *Amblydisca gigas* FOWLER) und bei MÜLLER (1942, mit vielen chitinmorphologischen Details auch für die Cicadelliden *Cicadella viridis* LATR. und *Mocydia crocea* EDW.). Letzterer hat die weiblichen Genitalarmaturen besonders hinsichtlich ihrer Eiablagefunktion untersucht, also solcher Bereiche, die mit der Kopulation wenig zu tun haben. Einen entscheidenden Schritt in der Klärung der Funktionen männlicher und weiblicher Genitalarmaturen während der Kopulation stellt die funktionsanatomische Studie von KUNZE (1959) dar. Diese Darstellung enthält ausführliche Beschreibungen nicht nur der ektodermalen Genitalarmaturen, sondern auch der inneren Geschlechtsorgane beider Geschlechter, sowie des Muskelverlaufs und die Aufklärung der Mechanik für die wie Jassargus zu den Deltocephalinae gehörenden *Euscelis plebejus* (FALL.). Obwohl nicht unter phylogenetischem Gesichtspunkt verfaßt,

---

1) Die kontroverse Diskussion um die Ableitung der Genitalarmaturen von Gliedmaßenanlagen (vgl. z. B. SNODGRASS 1931, SCUDDER 1961) bzw. von primär funktionslosen Sternalauswüchsen (z. B. MATSUDA 1958) scheint sich heute dahingehend zu klären, die Alternative aufzugeben und die Bildung der Genitalarmaturen sowohl auf Gliedmaßenanlagen als auch auf Sternalpartien zurückzuführen (vgl. SMITH 1969: 1057; SCUDDER 1964: 415 ff.).

werden wir auf diese Arbeit immer wieder zurückgreifen können, da die Verhältnisse bei Jassargus hinsichtlich des Bauplans und des allgemeinen Kopulationsablaufes nach dem gleichen Schema gestaltet sind. Überhaupt scheint die Kopulation bei allen Cicadelliden relativ einheitlich abzulaufen. Das Ziel des vorliegenden Kapitels ist ein dreifaches:

1. Unter dem phylogenetisch-taxonomischen Aspekt dieser Studie soll die männliche ektodermale Genitalarmatur der Jassargusarten neu untersucht werden, um gegebenenfalls für die funktionsmorphologische Fragestellung wichtige, in der Literatur aber nicht dargestellte Strukturen zu erkennen.
2. Genauso sollen die bei Jassargus und den meisten übrigen Paralimninen bisher nicht untersuchten weiblichen Genitalarmaturen untersucht und beschrieben werden, unter Berücksichtigung der für die Kopulation entscheidenden Bereiche. Die Prüfung auf taxonomisch bedeutsame Merkmale geht damit parallel.
3. Die Analyse der Korrelation der Genitalarmaturen im Verlauf, besonders aber in der Endphase der Kopulation soll eine funktionelle Deutung der Strukturen ermöglichen und als Grundlage für die Bewertung der Merkmale (Klärung der Entwicklungsrichtungen, Probleme konvergenter Entstehung) in den phylogenetischen Untersuchungen dienen.

#### 4.1 Die männliche Genitalarmatur (vgl. Abb. O.3)

Die vom neunten Segment gebildeten Genitalarmaturen der Männchen zeigen, abgesehen von einigen, für die Gattung charakteristischen Abwandlungen, den für die Deltocephalinae Paralimnini typischen Bauplan:

Das dreieckige Sternit IX trägt an seinen Seitenkanten die mit der ganzen Basis beweglich angehefteten Subgenitalplatten (Abb. O.3.1 und O.3.3), die an den Außenkanten eine wechselnde Zahl von locker gereihten Makrochäten tragen.

Die bei Jassargus relativ langen Subgenitalplatten schließen in der für höhere Cicadelliden typischen Weise (nach WAGNER 1951: 29) an ihren Innenkanten eng aneinander; die Enden sind + weit aufgebogen, breit quer abgestutzt oder schräg nach innen abgeschnitten, so daß ein + weiterer V-Ausschnitt zwischen ihnen entsteht.

Auf der Innenseite der Subgenitalplatten sind die Styli median mit diesen fest, aber gelenkig, um die Längsachse beweglich verbunden, indem sich eine Gelenkfalte der Subgenitalplatten über die als Widerlager fungierende Außenseite der Styli erhebt<sup>1)</sup>. Diese enge Verbindung von Subgenitalplatten und Styli zu einer funktionellen Einheit ist ebenfalls ein Charakteristikum der höheren Cicadelliden (nach WAGNER 1951: 29).

Die mit der charakteristisch breiten Basis versehenen latero-kaudad weisenden Stylusapophysen (Abb. O.3.3) sind an ihrem Innenrand + konkav ausgeschnitten und mit einer ventrad gerichteten Zähnelung versehen. Diese Partie ist kräftig chitinisiert. In der Höhe der Gelenkung mit der Falte der Subgenitalplatten findet sich bei Jassargus in wenigen Fällen - bei den meisten anderen Paralimninen und Cicadelliden häufiger - eine laterale Apophyse am Außenrand des Styluschafts (vgl. Abb. A 23, 25). Die offene, laterad und nach median ziehende Stylusbasis bildet Ansatzflächen für Muskulatur (vgl. KUNZE S. 335, 341). Die inneren, basalen Apophysen beider Subgenitalplatten sind durch die Insertion an den verwachsenen Enden der Konnektiväste in der für die Paralimninen typischen Weise einander bis fast zum Kontakt genähert und weit nach innen ausgezogen.

Das Konnektiv ist ein langes, steigbügelartiges, sehr kräftig chitinisiertes Skelettelement, das die Verbindung zwischen Stylusbasis und Aedeagus herstellt und mit letzterem beweg-

---

1) In vielen, auch neueren Darstellungen der Styli sind diese etwas unübersichtlichen Verhältnisse nicht immer richtig erkannt worden, so daß viele Abbildungen irreführende Strukturen, vor allem eine "künstliche" laterale Apophyse zeigen.

lich verbunden ist; nach WAGNER (1951: 30f) ebenfalls ein Zeichen höherer Entwicklung.

Vom Aedeagussockel (Abb. O.3.3), der weitere, u. U. funktionell bedeutsame Fortsätze tragen kann, erhebt sich der + kompliziert gebaute Aedeagusschaft, der auch das Phallotrema<sup>1)</sup> trägt. Sehr häufig ist bei Cicadelliden ein V-förmiger Sockel mit in der ventralen Hälfte insezierendem Schaft (vgl. dazu auch Abb. B 14, 16, 27). Von den hinteren, dorsad weisenden Ecken des Sockels ziehen häufig stärker chitinierte Skelettelemente in das Genitalphragma. Seine Dehnbarkeit wird dadurch gemindert (vgl. Abb. B 5, 6, 7, 8). Über die Bedeutung dieser Sklerotisierungen ist nichts Näheres bekannt. Außerdem findet man im Phragma jederseits der Sockel-ecken Streifen von kurzen Borsten in unregelmäßiger Anzahl, die zum Dorsalrand des Pygofors ziehen. Es steht zu vermuten, daß sie als Sinnesborsten im Dienst der Rückmeldungen über den Kopulationsverlauf stehen<sup>2)</sup>.

Der Pygofor ist am Dorsalrand (Abb. O.3.2) + weit halbkreisförmig ausgeschnitten, die Ausschnittsebene + tief und steil zur Körperachse gestellt (Abb. O.3.1}. Durch Falten sind die Seitenloben, die während der Kopulation die Basis des weiblichen Legeapparats umfassen und dadurch u. U. erheblich gedehnt werden, gegen das Dorsaldach beweglich. Die distalen Enden sind abgerundet oder verkürzt und dann + quer abgestutzt. Bisweilen ist dieser Distalteil durch einen Enddorn oder eine kräftige Kante verstärkt

- 
- 1) Die von RIBAUT (1936b, 1952) und anderen Autoren gebrauchte Bezeichnung "Gonopore" ist inkorrekt. Diese ist definiert als die Öffnung des mesodermalen Abschnitts des ductus ejaculatoris und liegt im vorliegenden Fall basal vor dem Aedeagussockel (vgl. SCHRÖDER 1959: 11).
  - 2) R. REMANE (1967: 27) fand sie auch bei Euscelis BR., so daß eine weitere Verbreitung bei den Cicadelliden nicht ausgeschlossen ist.

(Abb. H 10, J 5). Am Ventralrand der Seitenloben,  $\pm$  weit vom Ende entfernt, befindet sich der für die Gattung typische Ventraldorn. Er ist kräftig chitiniert, an der Basis innen hohl und  $\pm$  stark einwärts, dorsad gekrümmt. Auf den lateralen Außenflächen, besonders in der dorsalen Hälfte, inserieren verschieden lange Makrochäten (Abb. O.3.1) in wechselnder Anzahl, die in lockeren Reihen angeordnet sind.

In den Winkeln des dorsalen Pygoforausschnittes inseriert das Analrohr (Abb. O.3.2). Das vollständig sklerotisierte Dorsaldach ist an der Basis  $\pm$  weit parabolisch ausgeschnitten, zumindest die unmittelbar im Mündungsbereich liegenden Partien tragen in  $\pm$  engen, regelmäßigen Reihen z. T. spitze Zähnchen. Die Mündung ist meist queroval; sie umschließt die den Anus umgebenden Sklerite (Abb. O.3.2; ein dorsaler Epiprokt und jeweils in der Zweizahl vorhandene laterale und ventrale Paraprokte). Diese liefern offenbar keine taxonomisch und phylogenetisch verwertbaren Merkmale. Das Analrohr bildet den einzigen deutlich sexualdimorphen Organkomplex, während sich Männchen und Weibchen in den nicht sexuellen Merkmalen wie z. B. Färbung und Zeichnung der Elytren sonst nicht unterscheiden lassen (vgl. RIBAUT 1936b: 10); die Tendenz zur Verbreiterung des Analrohrs bei einigen Jassargus-Arten führt dazu, daß bei ihnen die Analrohre stärker sexualdimorph sind als bei anderen Paralimninen.

Der Kontakt zum Sternit IX und seinen Subgenitalplatten wird über 2 basale Gelenke des Pygofors hergestellt, die durch eine Falte voneinander getrennt sind. Durch diese Gelenkung wird eine maximale Dehnung und Verformung des Pygofors während der Kopulation ermöglicht<sup>1)</sup>.

---

1) Die phylogenetische Bedeutung dieser weitgehenden Beweglichkeit der basalen Teile der männlichen Genitalarmatur stellt WAGNER (1951: 28f) dar. Zur Mechanik und Phylogenese vgl. SMITH (1969: 1059 ff) und SCUDDER (1961).

#### 4.2 Die weibliche Genitalarmatur (vgl. O.4)

Auch die weibliche Genitalarmatur von *Jassargus* entspricht dem für Cicadelliden typischen Bauplan, der leicht von dem bei SNODGRASS (1933: 47 ff) ausführlich beschriebenen Orthopteroiden-Typus abgeleitet werden kann<sup>1)</sup>.

Durch die auf der Ventralseite stark ausgeprägte, kopfwärts gerichtete Verlagerung der Ovipositorbasis wird bei den Cicadelliden das Sternit VII charakteristisch umgeformt: es wird funktionell in die sonst nur von Anhängen des VIII. und IX. Segments gebildeten Genitalarmaturen einbezogen, und besonders der Hinterrand wird von Taxon zu Taxon in typischer Weise umgebildet.

Bei *Jassargus* speziell finden sich am Hinterrand seitlich meist zwei nicht sehr tiefe Einschnitte, die einen + weit vorstehenden, trapezförmigen, am distalen Ende + flach ausgerandeten Mittellappen flankieren (vgl. Abb. der Serie K). Es bedeckt die Ovipositorbasis von ventral, so daß diese von außen nicht sichtbar ist und kann zur Eiablage und Kopulation (aktiv?) abgeklappt werden. Der die Ovipositorbasis bergende "Genitalvorraum"<sup>2)</sup> reicht durch die Einstülpung der Intersegmentalhaut zwischen dem VI. und VII. Segment

---

1) Nach SMITH (1969: 1072) und SNODGRASS (1933: 37) sind die äußeren Genitalarmaturen bei Homopteren, Odonaten und symphyten Hymenopteren am ursprünglichsten gebaut.

2) Diese Bezeichnung stammt von KUNZE (1959: 346); SNODGRASS (1933: 36) und MÜLLER (1942: 543) sprechen vom "Vestibulum". Es sei aber darauf hingewiesen, daß gerade von älteren Autoren die letztere Bezeichnung für ganz andere Teile des weiblichen Genitaltraktes bei Zikaden verwendet wurde: HOLMGREN (1899) nennt die an den oviductus communis distal anschließenden Partien "Vestibulum", den kaudal davon gelegenen Teil "Vagina"; IVANOV (1926, 1928) gebraucht beide Bezeichnungen genau im entgegengesetzten Sinne. Um Verwechslungen zu vermeiden, wird im Folgenden KUNZEs Bezeichnung gewählt.

weit unter das Sternit VII, u. U. sogar noch bis unter das Sternit VI (bei *J. cordiger*). Die Grenze zwischen dem VII. und VIII. Segment ist mit den hier angewendeten Methoden nicht zu ermitteln. Es spricht aber manches dafür, die Grenze zum VIII. Segment ± weit cephal des Basalklappenapparates (vgl. unten) zu sehen.

Vom Hinterrand ragt eine kräftig chitinierte, seitlich mit längs verlaufenden, unregelmäßigen Furchen versehene Chitinplatte auf der Innenseite cephalad (vgl. Abb. O.4.1.1, zur Funktion vgl. den folgenden Abschnitt 4.3 zur Funktionsanalyse der Korrelation der Genitalarmaturen).

Lateral wird die Ovipositorbasis von den Valviferen des Segments VIII (Vf VIII) bedeckt (Abb. O.4.1). Ihre Dorsalränder, die z. T. ventral umgebogen sind, nehmen die Verbindung zum Tergit VIII und kaudal auch zum Tergit IX auf. Häufig ist die cephal über dem Rand der Ovipositorbasis liegende "Schulter" ventral und lateral skulpturiert (Abb. O.4.2.1). Am Dorsalrand in Höhe der Schulter oder wenig kaudal dahinter finden sich gelegentlich jederseits schildförmige Versteifungen in der Intersegmentalhaut; sie liegen gänzlich im Genitalvorraum (Abb. P 16).

Die die breite, dorso-ventral abgeflachte Ovipositorbasis bildenden Gonapophysen, die dem Segment VIII zugerechnet werden (G VIII), laufen nach hinten dolchartig, kompress zusammen und umfassen distal scheidenartig die dem Segment IX angehörenden medianen Gonapophysen (Gm IX)<sup>1)</sup>. Die breite Basis der G VIII ist ihrerseits durch zwei deutliche Kanten in Abschnitte unterteilt:

ein medianer und ein lateraler Lobus<sup>2)</sup> verleihen der Basis ein Oberflächenprofil (Abb. O.4.1), das sicherlich einen Schutz

---

1) Wie die G VIII mit den G m IX verfalzt sind und so eine funktionelle Einheit bilden, schildert MÜLLER (1942: 545 f), die Entstehung dieser Verbindung SMITH (1969: 1059 f) auch für die Cicadellidae.

2) Die Benennung erfolgt in Anlehnung an GREENE (1971), der bei nearktischen Vertretern der Gattung *Psammotettix* HPT. Ausprägung und Gestalt der Loben erfolgreich taxonomisch nutzte.

vor Verformungen dieser großen Flächen darstellt, wenn der Ovipositor wie eine "Stichsäge" (MÜLLER 1942:541) zur Perforation des Eiablagesubstrates eingesetzt wird. Zur Form-erhaltung bei der Eiablage wird auch der Umschlag der äußeren Seitenkante der G VIII am hinteren Rand der Basis beitragen. Dieser Umschlag zieht kaudal in die Zone des Kontaktes von Gm IX und G VIII. Da am lateralen Lobus die Verbindung zum Vf VIII hergestellt wird, hier also während des Ausklappens des Ovipositors die größten Kräfte wirksam werden, ist die dem Lobus begrenzende Kante besonders kräftig chitiniert und gut entwickelt. Sie trägt wesentlich mit zur Ausformung des Basisrandes bei. Die cephal Partie der medianen Loben biegt dorsalwärts um und bildet den Eingang in den Genitalraum. Am Kontakt der beiden medianen Loben sind sie im Abschnitt bis vor die Vf IX nach dem Prinzip eines "Nut-Feder-Systems" + fest verfalzt, indem vom linken Lobus eine Leiste in eine entsprechende Vertiefung des rechten ragt. Die Oberfläche der G VIII ist besonders im cephalen Bereich granuliert, d. h. mit kleinen Höckern, Zähnen oder dergleichen bedeckt (Abb. O.4.1.1), sonst glatt. Die von den G VIII ventral gänzlich bedeckten Gm IX sind kaudal hinter ihren Vf IX mit einer Chitinbrücke zu einer Funktionseinheit verbunden<sup>1)</sup>. Ihre Spitzen sind lanzettenförmig und tragen jene, in anderen Taxa z. T. artspezifischen Strukturen, die im Dienste der Perforation des Eiablagesubstrates stehen. Diese Feinstrukturen wurden bei Jassargus weder allgemein noch hinsichtlich ihrer taxonomischen Verwendbarkeit untersucht. Die lateralen Gonapophysen (Gl IX) sitzen vorne den Vf IX an und bedecken als schützende Scheide den distalen Ovipositorabschnitt (Abb. O.4.1).

Das häutige Sternum IX nimmt in einer medianen Falte den Ovipositor auf; der Analtubus mit den Analskleriten ist kurz und rund; hier liegen offenbar keine taxonomisch verwertbaren Merkmale. Die Dorsalränder des zu einem Pygofo umgebildeten

---

1) Zur phylogenetischen Bedeutung vgl. MÜLLER (1942: 347 ff) und SMITH (1969: 1059 f), der sie auch "Notum" nennt.

Tergits IX, die den Anschluß zum Tergit VIII bilden, sind sehr kräftig entwickelt. Sie tragen cephal laterale Apophysen, die als kräftige Gelenke zum Ausklappen des gesamten Ovipositors ausgebildet sind<sup>1)</sup>.

Für den kaudal des Vorderrandes der medianen Loben der G VIII nach innen anschließenden Teil der ektodermalen Genitalarmatur, der während der Kopulation den Aedeagusenteil aufnimmt, wurde von REMANE & SCHULZ (1973) in Anlehnung an die funktionelle Definition von SNODGRASS (1933: 47) die Bezeichnung "bursa copulatrix" gewählt. Da aber bei Zikaden als "bursa copulatrix" bereits eine zwar nicht den Aedeagusenteil, wohl aber eine die Spermien aufnehmende "Tasche" des weiblichen ektodermalen Genitaltraktes beschrieben wurde (IVANOV 1926, 1928; FENNAH 1947, 1950 u. a.), soll der entsprechende Abschnitt in Nachfolge von KUNZE als "Genitalraum" bezeichnet werden.

Die die Spermien aufnehmende Tasche - bei Cicadomorpha eine einfache, unpaare, gestielte Blase - wurde von HOLMGREN (1899) als "receptaculum seminis" interpretiert; ebenso von MYERS (1928). STRÜBING (1959) stellte bei Fulgomorpha fest, daß die männlichen Spermatophoren (KUNZE l. c. 359 nimmt dagegen Spermien an, die von einer Hülle umschlossen werden, die aus Drüsensekreten des Weibchens gebildet wird) dort durch mechanische und enzymatische Manipulation freigesetzt werden (vgl. dazu auch die von FENNAH 1947, 1950 beschriebenen Skelettelemente in der "bursa copulatrix" bei Fulgoromorpha, die z. T. von taxonomischer Bedeutung sind).

Obwohl KUNZE bei den von ihm untersuchten Taxa in dieser Struktur auch Spermien fand, nannte er sie "bursa copulatrix" und

---

1) Die Bedeutung dieser Verstärkungen als Widerlager für die vielfach im Genitalsegment ansetzenden Muskeln, sowie besonders als Widerlager für die unter großem Kraftaufwand erfolgende "Sägebewegung" der Gonapophysen im + widerstandsfähigen Eiablagesubstrat hat SMITH (1969: 1064) deutlich gemacht. - Dies dürfte auch für die verstärkten Ränder des Pygofors der Männchen in entsprechender Weise gelten. - Zum Verständnis des komplizierten anatomischen Zusammenhangs der inneren Äste der G VIII (Ri) mit den Gm IX und den Vf IX sei auf die Darstellungen bei MÜLLER (1942: 543 ff) und KUNZE (S. 345 ff) verwiesen.

bezeichnete zwei seitlich des oviductus communis liegende Aussackungen, die sich in diesen öffnen, als "receptacula seminis". Inwieweit diese Struktur mit der von HOLMGREN (1899) beschriebenen "Ovidukto-Vestibulardrüse", die von IVANOV (1926) auch für einige Cicadomorpha dargestellt wird, identisch ist, kann hier nicht untersucht werden.

Ähnlich verworren ist die Terminologie der Öffnungen des weiblichen Genitaltraktes; auf eine Diskussion um die Berechtigung der verschiedenen vergleichend-anatomisch definierten Begriffe soll in diesem Zusammenhang verzichtet werden (vgl. dazu z. B. SNODGRASS 1933: 32 ff, 45 ff). Im Folgenden wird die Bezeichnung "Kopulationsöffnung" gewählt. Dorso-cephalad über bzw. zwischen den medianen Loben der G VIII ragt eine Falte aus dem Dach des Genitalvorraumes ventralwärts vor und schlägt vor der Kopulationsöffnung um in das Dach des Genitalraums (Abb. O.4.2 und O.4.2.1). Diese trägt cephal, dorsal oft ein + kompliziert gebautes Sklerit, das sich bei einigen Formen in das Dach des Genitalraumes fortsetzt, bei anderen jedoch nicht mit den dort befindlichen Skelettelementen in direkter Verbindung steht. Auch eine stärker chitinierte Fortsetzung in das Dach des Genitalvorraumes ist manchmal zu beobachten. Diese Strukturen wurden von REMANE & SCHULZ (1973) als "Basalklappenapparat" (Bka)<sup>1)</sup> bezeichnet.

Wie auch bei manchen anderen Paralimninen fehlt der Bka auch bei einigen Jassargus-Arten. Unabhängig von Existenz oder Fehlen dieser Strukturen sind sowohl bei manchen Jassargus-Arten als

---

1) KUNZE (l. c., S. 349 f) fand bei Euscelis plebejus (FALL.) eine ähnliche Struktur, die er "Intervallenstück" nannte. Der Verfasser hält es aber für angemessen, die schon 1973 gebrauchte Bezeichnung beizubehalten, um Verwechslungen zu vermeiden. Der Ausdruck "Intervalvula" wurde nämlich von verschiedenen Autoren mehrfach für ganz andere Strukturen verwendet: von SNODGRASS (1933: 38, 40) bei Orthopteren für Reste des Sternits IX, an dem auch Muskeln inserieren; von BRITTAİN (1922) für ein Sklerit, das die G1 IX mit der Dorsalplatte bei Psyllinen verbindet; von CRAMPTON (1929) gar für die G IX selbst (beide Autoren zitiert nach TUXEN 1970).

auch bei manchen Paralimninen-Taxa rechter und linker Vf VIII durch eine + breite und feste Chitinbrücke dorsocephalad der Kopulationsöffnung miteinander verwachsen.

Die Bedeutung dieser Verhältnisse für Taxonomie und Phylogenie soll an anderer Stelle erörtert werden (vgl. Kapitel 6). Sowohl Lage als auch Existenz dieser Verbindung der Vf VIII könnten ein Indiz dafür sein, daß es sich nicht nur bei dieser Verbindung, sondern auch beim Bka um eine Bildung des Sternits VIII und nicht um eine der Intersegmentalhaut des Sternits VII handelt. Auch SNODGRASS (1933: 87) homologisierte eine ähnliche Struktur bei der Cicadellide *Amblydisca gigas* FOWLER mit den Resten des Sternits VIII<sup>1)</sup>. Ob die von KUNZE beschriebene Funktion des Bka, Verschließen der Kopulationsöffnung, auch für *Jassargus* zutrifft, wobei zu berücksichtigen bleibt, daß bei *Euscelis* ein anderes Bauprinzip vorliegt als bei *Jassargus*, ist noch nicht endgültig geklärt. Nach Lage und Bau ist dies aber wenig wahrscheinlich, auch wenn eine funktionsanatomische Untersuchung noch nicht durchgeführt wurde.

Zwischen der Kopulationsöffnung an der Basis der G VIII und deren inneren Ästen (Ri) bzw. den Apophysen der Gm IX spannt sich der Genitalraum aus (Abb. O.4.3), dessen kaudale Begrenzung bis zur Chitinbrücke zwischen den Gm IX reicht. Er ist von unterschiedlicher Länge (meist bedingt durch die Distanz der Ri der G VIII und der Gm IX von der Ovipositorbasis) und Gestalt. Bei manchen Taxa hat er zusätzlich zu den Ausläufen des Bka an seiner dorsalen Basis noch weitere, stärker chitinisierte Strukturen in den Seitenwänden, die ventral die Verbindung mit den Innenkanten der medianen Loben der G VIII

---

1) RIBAUT (1934) fand bei Weibchen der zu den Fulgomorpha gehörenden Delphaciden eine funktionsmorphologisch möglicherweise ähnliche Struktur; er nannte sie "Genitalschuppe" (*écaille génitale*) und betrachtete sie als eine Bildung des Sternits VII; inwieweit hier Ähnlichkeiten oder Homologien bestehen, muß späteren Untersuchungen zu klären überlassen bleiben.

herstellen. Ventral ist der Genitalraum durch die schon beschriebene Falz zwischen den G VIII nach außen abgeschlossen.

In Höhe der Ri der G VIII setzt sich der Genitalraum in einer scharfen dorso-cephalad gerichteten Biegung in den anschließenden Genitaltrakt fort (Abb. O.4.2). Auf die Komplikationen, die diese Biegung bei der Ablage der Eier hervorruft, soll hier nur hingewiesen werden. Wie die bei Paralimninen im Vergleich zur Körpergröße riesigen Eier (Abb. O.4.4) durch diesen "Engpaß" in den Ovipositor gelangen, kann z. Z. nicht sicher gesagt werden. Ebenso muß offen bleiben, wie es zur Entstehung dieser Relation von Eiergröße zu Körpergröße kam. Denkbar wäre, daß ein bei den Paralimninen auftretender Trend zur Reduktion der Körpergröße die Eier nicht auch betroffen hat, da die Körpergröße der aus den Eiern schlüpfenden Junglarven möglicherweise aus Gründen der Nahrungsaufnahmetechnik ein Mindestmaß nicht unterschreiten darf. Als Gefäßsaugauger müssen auch die Larven eine gewisse Mindestgröße haben, um ihre Nahrungsquellen überhaupt zu erreichen. Da die an den Genitalraum anschließenden Partien dünnhäutig und faltig sind, liefern sie mit den hier angewendeten Methoden keine taxonomisch auswertbaren Merkmale; auf ihre nähere Untersuchung wurde deshalb verzichtet<sup>1)</sup>.

---

1) In der "Bursawandung" (vgl. oben S. 26) von Fulgoromorpha sind offenbar bei vielen Taxa chitinöse Verstärkungen in Form von auf Hügeln angeordneten Zähnhengruppen vorhanden, die nach FENNAH (1947 für Achilixidae; 1950 für Achilidae) mindestens stellenweise gattungsspezifische Form und Anordnung zeigen. Bei den Paralimninen, einschließlich Jassargus, wurden bei entsprechenden Untersuchungen im vergleichbaren Vergrößerungsbereich keine entsprechenden Strukturen gefunden: hier erscheinen die Wände glatt und undifferenziert. Lediglich der stärker aufgetriebene Bereich des oviductus communis ("receptaculum seminis" sensu KUNZE, oder "Ovidukto-Vestibular-Drüse" sensu HOLMGREN) zeigt innen einige vorspringende Falten.

#### 4.3 Die funktionsmorphologische Interpretation der Kopulationsendphase (vgl. Abb. O.5)

Die Kopulation läuft bei allen Cicadelliden in der Weise gleich ab, daß am Ende die Körperlängsachsen der Tiere einen Winkel von  $\pm 180^\circ$  bilden, wobei die steil hochgebogenen Abdomina gegeneinander gepreßt werden (Abb. O.5.1). In dieser Haltung findet die Übertragung des Spermas durch die Tätigkeit einer Samenpumpe statt (WEBER 1930: 308 f).

Die Einzelphasen der Kopulation bei der wie *Jassargus* zwar zu den Dectocephalidae, nicht aber zu den Paralimninen gehörenden *Euscelis plebejus* (FALL.) sind von KUNZE (l. c.) ausführlich dargestellt worden; ebenso die Verhältnisse für die beiden Typhlocybiden-Taxa *Typhlocyba ulmi* (L.) und *Typhlocyba hippocastani* EDW. Bei *Jassargus* sind ähnliche Abläufe zu erwarten, wurden aber nicht näher untersucht. Die Untersuchung des gesamten Kopulationsablaufes stößt wegen der geringen Größe der Organismen, mehr noch wegen der Undurchsichtigkeit der Strukturen auf experimentelle Schwierigkeiten. Die hier durchgeführten Untersuchungen beschränken sich deshalb auf die Endphase der Kopulation, in der die Verklammerung der beiden Geschlechter abgeschlossen ist<sup>1)</sup>.

Bei dem hier realisierten Typ der Kopulation gibt es drei kritische Phasen bei der Verklammerung beider Geschlechter, die folgende Fragen aufwerfen:

1. Wie gelingt die Verklammerung der Genitalien in der Anfangsphase, wenn beide Tiere noch Kopf an Kopf nebeneinanderstehen? Wie wird diese Verklammerung beibehalten bzw. abgeändert, wenn das Männchen die Schwenkbewegung zur antagonistischen Endstellung durchführt?

---

1) Die Korrelation der ersten beobachtbaren Verhaltensweisen mit dem Lautverhalten (Werbebesang) gelang STRÜBING (1965: 219 ff).

2. Wie kann die antagonistische Stellung beibehalten werden, wenn man die in dieser Stellung notwendig auftretenden antagonistisch zwischen Männchen und Weibchen wirkenden Kräfte ins Auge faßt? Was geschieht in Sonderheit bei den Formen mit kurzem, distal unbewehrtem Aedeagus, wie er auch bei manchen Jassargus-Taxa vorkommt?
3. Was geschieht bei den Formen mit + komplizierten Fortsätzen an der Aedeagusspitze bzw. am -sockel beim Einführen bzw. Herausziehen des Aedeagus, und welche Funktion erfüllen sie bei vollzogener Verklammerung; kommt ihnen vielleicht die Wirkung eines Schlüssel-Schloß-Mechanismus zu?

Ad 1.: KUNZE(1. c.) nimmt an, daß bei Euscelis wie auch bei Typhlocyba der erste Kontakt durch Festhaken der leicht angehobenen Aedeagusspitze hinter der durch Abklappen des Sternits VII freigewordenen Ovipositorbasis erfolgt. Aber ist die Aedeagusspitze widerstandsfähig genug, die Verklammerung während der Schwenkbewegung des Männchens zu gewährleisten, und wo genau wäre die Ansatzstelle zu suchen? Styli und Subgenitalplatten bleiben bei KUNZE in dieser Phase ganz außer Betracht. Sie erscheinen erst in der Endphase der Kopulation, wo sie dem Sternit VII ventral aufliegen. Lediglich auf der für die Typhlocybinen-Taxa dargestellten Kopulation ragen die Enden der Subgenitalplatten in die Intersegmentalhaut zwischen dem Sternit VI und VII und scheinen so sein Abklappen (mit) zu bewirken.

Eine, wenn auch nur transitorische Funktion von Styli und Subgenitalplatten zum Abklappen und Festhalten des Sternits VII wird für Euscelis zumindest nicht in Erwägung gezogen.

Ad 2.: Man muß berücksichtigen, daß KUNZE mit Formen arbeitete, die + lange an der ventralen Basis oder median am Sockel in-serierende Aedeagi vom Sayetus-Typ (vgl. Abb. C 16, 17, 18, 27) besitzen und einem Auseinanderweichen genügend Widerstand entgegenzusetzen, da in der Endphase das Weibchen wie an einem

Angelhaken am Aedeagus des Männchens hängt. Für die bei *Euscelis* und *Typhlocyba* unbewehrten Ränder der Pygoforseitenloben wird deshalb auch keine Klammerfunktion vermutet.

Bei *Jassargus* kommen aber auch Formen mit kurzem Aedeagus vor, der dazu noch am Dorsalrand des Sockels inseriert, so daß man hier andere oder zusätzliche Verklammerungsmechanismen erwarten sollte.

Ad 3.: Für die mit Fortsätzen an der Schaftbasis ausgerüstete *Typhlocyba ulmi* (L.) zieht KUNZE zusätzlich zur Halterung nach dem "Angelhaken-Prinzip" eine Verklammerung an den medianen Loben als "Leitschiene" bzw. "Gleitfläche" für die Fortsätze des Aedeagus in Erwägung; auch für die apikalen Fortsätze bei *Typhlocyba hippocastani* EDW.

Könnten die Seitenflanken der medianen Loben bei *Jassargus* auch solche Funktionen haben? Nach KUNZE (S. 361 f) kann an eine Haltefunktion der apikalen Fortsätze von *Euscelis* nicht gedacht werden, auch nicht bei den mit typischen Forment-sprechungen im weiblichen Genitalraum versehenen *Typhlocyba*-Taxa. Wie KUNZE durch wechselweise Kopulationen von saisondimorphen Individuen, wo trotz z. T. erheblicher Abwandlungen (vgl. auch MÜLLER z. B. 1954) im Bau des Aedeagusendteils einer Population keine Beeinträchtigung des Kopulationserfolgs zu verzeichnen gewesen war, zeigen konnte, existiert eine mechanische Bastardierungssperre ("Schlüssel-Schloß-Prinzip") nicht.

Zur Klärung dieser Fragen wäre es selbstverständlich wünschenswert, wenn man alle oder zumindest eine große Anzahl der zu behandelnden Arten in verschiedenen Phasen des Kopulationsablaufs untersuchen könnte. Aus praktischen Gründen ist dies aber nicht möglich, so daß man sich beschränken muß auf möglichst solche Formen, die einen bestimmten Typus repräsentieren und Rückschlüsse auf andere, ähnliche erlauben. Durch den glücklichen Umstand, daß von den bei *Jassargus* existierenden Typen einige Vertreter auch in der Umgebung Marburgs vorkommen, konnten diese repräsentativ untersucht werden. Bei allen anderen

Formen konnten dann die Verhältnisse an herauspräparierten Genitalarmaturen unter dem Mikroskop mit diesen verglichen werden.

Der erste bei *Jassargus* vorkommende Typ besitzt einen am Dorsalrand des Sockels inserierenden kurzen Schaft ohne apikale Anhänge; dafür wurde *J. distinguendus* untersucht (vgl. Abb. O.5.2). Der zweite Typ, zwar mit kurzem, dorsal am Sockel inserierendem Schaft, aber mit zusätzlichen Fortsätzen am Sockel wird von *J. obtusivalvis* repräsentiert und stellvertretend für ähnliche untersucht. Der dritte Typ, mit *Euscelis* wegen der Schaftinsertion ventral am Sockelrand und dem Vorkommen von apikalen Anhängen vergleichbar, wird an *J. sursumflexus* untersucht (vgl. Abb. O.5.3).

## 5. Die Angehörigen der Gattung *Jassargus*

Im folgenden sollen in der Reihenfolge der Subgenera bzw. daran anschließend in der Folge ihrer Erstpublikation die noch keinem Subgenus zugewiesenen Arten nach dem Bau männlicher und weiblicher Genitalarmaturen und ihrer Korrelation der Endphase der Kopulation beschrieben werden. Hinsichtlich der Nomenklatur werden der Einheitlichkeit wegen die Artnamen aus NAST 1972 übernommen, obwohl gegen die Verwendung einiger Artnamen Bedenken erhoben werden muß (vgl. unten).

Die *Jassargus*-Arten sind in ihrem Habitus, wie schon eingangs betont, ausgesprochen ähnlich und eine sichere Determination bis auf Artniveau dürfte besonders bei einzelnen Individuen nach Gestalt, Färbung und Zeichnung nicht möglich sein. Dennoch ergeben sich, statistisch gesehen, gewisse Unterschiede zwischen den einzelnen Arten in Bezug auf Lage und Variationsbreite von Merkmalen, wie z. B. Grundfarbe, Färbung der Flügeladern, Stärke und Ausdehnung der Zeichnung der Zellenumrandung, Färbung und Zeichnung von Scheitel und Vorderkörper, die eine gewisse Differenzierung innerhalb des von der Gattung eingenommenen Merkmalspektrums darstellen. Es sei aber schon hier darauf hingewiesen, daß auch bei anderen Paralimninen genera wie z. B. *Mendreus* RIB., *Adarrus* RIB. und auch der nearktischen Gattung *Latalus* DE L. S. der gleiche Zeichnungstyp vorliegt. Ähnlich steht es mit den anderen Merkmalen, wie Tibienbedornung, Scheitellänge usw. auf die deshalb hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Da die männlichen Genitalarmaturen in der Literatur + umfassend beschrieben worden sind, können die entsprechenden Abschnitte sehr knapp gehalten und auf das Wesentliche beschränkt werden. Bestimmte Strukturen, in denen alle oder einige *Jassargustaxa* übereinstimmen, werden nicht jedesmal wieder erwähnt. Bei den Subgenitalplatten der Männchen wird immer wieder die ventrokaudale Ansicht des distalen Abschnitts berücksichtigt, da hier am ehesten gewisse Unterschiede festzustellen sind. Die apikalen Apophysen der Styli werden immer in der dorsalen Aufsicht, senkrecht zur Längs- bzw. Querachse des Stylus beschrieben; so werden sie auch abgebildet. Bei den Vf VIII der Weibchen wird

aus technischen Gründen (es ist kaum möglich, sie in einer definierten, reproduzierbaren Position zu fixieren) auf eine räumliche Darstellung verzichtet. Die Maßangaben erfolgen unter Berücksichtigung folgender Parameter: Länge des Genitalkomplexes (a in Abb. O.4.1), gemessen vom äußersten Vorderrand der medianen Loben der G VIII bis zum kaudalen Ende der G I IX; Breite des Genitalkomplexes (b in Abb. O.4.1), gemessen der maximale Abstand der Außenkanten der Vf VIII; Ovipositorbasis (c in Abb. O.4.1), gemessen vom äußersten Vorderrand der medianen Loben der G VIII bis zum cephalen Ende der G I IX; Länge der G I IX (d in Abb. O.4.1).

## 5.1 Jassargus s. str. ZACHVATKIN

### 5.1.1 J. distinguendus (FLOR 1861)

Beschrieben als Jassus Deltocephalus distinguendus FLOR 1861, von FLOR selbst (1861: 547) zu J. Deltocephalus pseudocellaris umbenannt, da der Artnamen von KIRSCHBAUM 1858 schon für eine Art Jassus Athysanus distinguendus KBM. verwendet worden sei. Obwohl der Verfasser gewisse Bedenken hat, ob die Verwendung des FLOR'schen Namens distinguendus gegenüber pseudocellaris mit den Nomenklaturregeln übereinstimmt, soll hier um der Einheitlichkeit willen der auch bei NAST 1972 gebrauchte Name verwendet werden.

Als Synonyme sind bekannt geworden:

Deltocephalus matiacellus KIRSCHBAUM sec. W. WAGNER 1939  
Deltocephalus palaeaceus J. SAHLBERG sec. OSSIANNILSSON 1936 d  
Deltocephalus kemneri OSSIANNILSSON sec. OSSIANNILSSON 1947 b  
Ebenfalls werden damit synonymisiert D. parallelus HAUPT und D. falleni FIEBER sec. NAST 1972; nach RIBAUT (1952: 257) sind die Arten aber ohne das Vorliegen des Typenmaterials nicht sicher ansprechbar. Literaturangaben über eine inzwischen erfolgte Untersuchung der Typen sind dem Verfasser nicht bekannt geworden. Ebenso ungeklärt scheinen die "Varietäten" 'gallicus' METCALF 1955 nom. nov. (= distinguendus var. longiceps REY 1894, n. pr.) und 'reyi' METCALF 1955 nom. nov. (= distinguendus var. confinis REY 1894, n. pr.).

Typusfundort: in der Literatur nicht auszumachen.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 1

Typusart des Subgenus Jassargus s. str.

Färbung und Zeichnung (vgl. Abb. O.2.1): Elytren grünlich-grau; besonders auf dem Scheitel, Pronotum und Scutellum grünlich-gelb; Adern der Elytren größtenteils gleichfarbig mit der Grundfärbung der Elytren, nur an wenigen Stellen etwas heller; Zellen der Flügel mit kompletter bis fehlender dunklerer Zone neben den Adern ("Ocellerierung"); bei voller Ausprägung innerhalb der Zelle und im Vergleich der Zellen untereinander sehr gleichmäßig (vgl. Abb. O.2.1.1); Herbst-generation (auch feucht-kalt aufgewachsene Individuen?) mit größerem Anteil dunkler Zeichnungselemente (vgl. Abb. O.2.1.2). Durch das Zusammenwirken aller Merkmale graugrüne, kontrastarme Art. Vgl. Abb. O.2.1.3.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 1, B 1, C 1, D 1, E 1, F 1, G 1, H 1, J 1):

Subgenitalplatten (Abb. A 1) am Innenrand nicht ganz 1,5 mal so lang wie die mediane Länge des Sternits IX; am distalen Ende rund, quer abgestutzt, so daß kaum ein V-förmiger Spalt zwischen ihnen entsteht; Makrochäten (7-9) + uniserial. Stylusapophyse (Abb. A 1) lang, distal nur wenig schmaler als an der Basis, Innenrand flach konkav mit 5 unregelmäßigen Zähnen, Basis breit und an der Außenseite in Höhe des Kontaktes zur Subgenitalplatte kaum ausgehöhlt. Aedeagus (Abb. B 1, C 1, D 1) mit + parallelseitigem, U-förmigem Sockel, der im distalen Abschnitt dorsad gegen die Längsachse abgeknickt ist (Abb. C 1); Sklerotisierungen im Genitalphragma klein; ventral vor dem Schaft ein transversal verlaufender Kiel, dieser median flach ausgerandet; Schaft am Dorsalrand des Sockels inseriert, kurz, konisch, spitz auslaufend, schwach S-förmig geschwungen mit dorsad gerichteter Spitze; Phallotrema groß, ganz auf der dorsalen Seite an der Schaftbasis (Abb. D 1). Pygofor am Ventralrand der Seitenloben mit je einem distal der Basis stärker einwärts, dorsad gekrümmtem, kräftigem, spitzem Dorn (Abb. H 1, J 1); Endteil der Seitenloben weniger stark chitiniert als an der Basis, kaudal verlängert bis über das Analrohr hinaus (Abb. F 1), am Ende manchmal eine kleine Spitze (Abb. G 1) und mit feinen Zähnchen an der Dorsalkante;

Dorsalausschnitt parabolisch (Abb. F 1), nicht sehr schräg zur Körperlängsachse gestellt (Abb. G 1).

Analrohr (Abb. F 1, G 1, J 1) kurz, deutlich breiter als lang; an der breitesten Stelle etwa 2,3 mal so breit wie die Mündung; im Umriß stark gerundet, die Seiten  $\pm$  halbkreisförmig verbreitert, kurz vor der Mündung etwas verschmälert, von der Mitte zu den Seiten gleichmäßig abfallend (Abb. J 1); um die Mündung feine, kaudad gerichtete Zähnelung, die auch auf die dorsalen Partien übergreift.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 1, L 1, M 1, N 1, P 1, Q 1, R 1):

Genitalkomplex (Abb. L 1, M 1) etwa doppelt so lang (etwa 0,9-1,0 mm) wie breit, Ovipositorbasis zu G 1 IX wie 1:3, zur Breite wie 1:1,2. Seitenränder des Sternit VII sehr flach ausgerandet, Mittellappen tiefer ausgeschnitten als die Seiten, seine Seitenpartien  $\pm$  spitz dreieckig (Abb. K 1).

Mediane Loben der Ovipositorbasis gegenüber der Insertion der Vf VIII an den lateralen Loben wenig cephalad vorgezogen (Abb. N 1), breit, quer abgestutzt, kräftig und nur im Bereich des schmal trichter-förmigen Eingangs in den Genitalraum schwächer chitiniert. Außenkanten der lateralen Loben deutlich an der Seite der Ovipositorbasis gelegen. Die cephalen, dorsad aufsteigenden Stirnseiten der medianen Loben tragen  $\pm$  rechtwinklige, mit der Spitze nach außen weisende Einsenkungen; die Basis dieser Winkel ist kräftig chitiniert (Abb. R 1). Oberfläche der Ovipositorbasis granuliert, im cephalen Randbereich fein gezähnt (Abb. N 1).

Vor der Insertion an den lateralen Loben der G VIII sind die Vf VIII (Abb. N 1) mit einer deutlichen Auskehlung versehen; Oberfläche glatt; Verbindung zum Bka häutig.

Der Bka überragt die G VIII wenig von dorsal; in dorsaler Aufsicht (Abb. Q 1) beginnt er mit einer leicht gewölbten, kräftigen Chitinplatte von unregelmäßigem, variablem,  $\pm$  dreieckigem Umriß, die im Dach des Genitalvorraumes liegt. In Höhe der Außenkanten der lateralen Loben der G VIII schlägt sie auf der ganzen Breite nach vorne ventral um und geht jederseits in ein "polsterartiges" Gebilde über (Abb. N 1, R 1). Diese

Polster sind schwach, durchscheinend chitinisiert, an ihren Hinterkanten mit den dorsal umgebogenen Vorderkanten der medianen Loben verwachsen, nur ihre Basis ist kräftig chitinisiert. Diese stärkere Sclerotisierung erreicht nicht den Ventralrand der Polster; sie sind etwa so breit wie hoch; der Spalt zwischen ihnen beträgt etwa 1/5 der Breite eines Polsters. Zwischen den Polstern liegt der Eingang in den Genitalraum (Abb. R 1); in das Dorsaldach dieses schmalen, häutigen Trichters ragt eine Fortsetzung des Bka.

#### Kopulationsendphase (Abb. C.5.2):

Die gespreizten Subgenitalplatten des ♂ ragen mit ihren distalen Enden in die Falten zwischen Sternit VI und VII des ♀, die Zähne der Stylusapophysen greifen in die Längsfurchen der Innenseite des Sternits VII der Weibchen, die als ein Greifbrett fungiert. Subgenitalplatten und Styli des ♂ halten das Sternit des ♀ wie in einer Zange fest. Die Pygoforseiten des ♂ liegen seitlich der Vf VIII im Genitalvorraum des ♀; der Ventraldorn greift in die rechtwinklige Einsenkung der Basis der medianen Loben der G VIII; der Aedeagus ragt zwischen den beiden 'Polstern' des Bka in den Genitalraum. Die Funktion der Polster könnte darin liegen, den Genitalraum nach außen abzudichten. Da der kurze Aedeagus mit basal gelegenem Phallotrema nicht weit eingeführt werden kann, wird durch diese Abdichtung u. U. Spermienvverlust verhindert. Das Analrohr des ♂ ist weit zurückgeklappt und wird durch den Genitalblock des ♀ auf den Dorsalrand des Pygofors gepreßt. Offenbar fungiert es als ein elastisches Widerlager zwischen männlichem und weiblichem Genitalkomplex; die kaudal gerichtete Zählung könnte mit zur Verankerung beitragen. Zwischen den Genitalkomplexen findet man, fast die ganze Ovipositorbasis bedeckend, besonders aber im Bereich des Bka farbloses, amorphes, erstarrtes Material. Bei dem Versuch, eine Kopula in etwa 10 %iger Kalilauge zu mazerieren, löste es sich auf. Bei frei gefangenen ♂♂ findet man solches Material häufig am Aedeagussockel und zwischen den Ventraldornen im Genitalraum. Es könnte sich hierbei um eine als "Kitt" wirkende Begleitsub-

stanz handeln, um den Kontakt zwischen ♂ und ♀ während der Kopulation zu sichern. Ob diese Substanz vom ♂ oder vom ♀ sezerniert wird, ist ebenso unbekannt wie ihre chemische Zusammensetzung.

#### 5.1.2 Jassargus curvatus RIBAUT 1952

= *Lausulus curvatus* RIBAUT 1946, nom. nudum.

Diese Art ist sehr nahe verwandt mit *J. distinguendus* und wird nach dem Baudes Aedeagus des ♂ von diesem unterschieden. Typusfundort: Argelès, Dptmt. Pyrénées orientales, Frankreich geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 2

Färbung und Zeichnung: wie *J. distinguendus*; daneben gelegentlich Individuen mit höheren Anteilen brauner Farben, ausgedehnten ocellierten Zellen sowie stärkerer und ausgedehnterer Weißfärbung der Adern im Vorderflügel, besonders im Bereich der Queradern.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 2, B 2, C 2, D 2, F 2, H 2): Subgenitalplatten wie bei *distinguendus*, aber Innenkante etwa 1,7 mal so lang wie Sternit IX median lang, Makrochäten (7-11) + uniseriat. Stylusapophyse wie bei *distinguendus*, wenig kürzer (Abb. A 2).

Aedeagussockel wie bei *distinguendus*, der transversale Kiel ventral vor der Schaftbasis schwach ausgeprägt, median nicht ausgerandet. Schaft länger als der Sockel (bei *distinguendus* kürzer), Spitze scharf dorsad gekrümmt (Abb. B 2, C 2, D 2). Seitenloben des Pygofors nicht so lang wie bei *distinguendus*; sie überragen das Analrohr nicht (Abb. F 2); distale Enden ohne Spitze, aber mit skulpturiertem Dorsalrand (Abb. F 2, G 2). Ventraldorn am Ende stumpf; Dorsalausschnitt parabolisch, nicht sehr schräg zur Körperlängsachse.

Analrohr (Abb. F 2) wie bei *distinguendus*, aber Seiten + gleichmäßig bis zur Mündung gerundet, diese größer, so daß die maximale Breite des Analrohrs nur etwa 1,5 mal so breit ist wie die Mündung.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 2, L 2, M 2, N 2, P 2, R 2):  
Relationen des Genitalkomplexes ähnlich wie bei *distinguendus*:  
etwa doppelt so lang (etwa 1,1 mm) wie breit, Ovipositor-  
basis zu G 1 IX wie 1: 3-3,5, zur Breite wie 1:1,5-2,0  
(Abb. L 2, M 2), Sternit VII (Abb. K 2) wie bei *distinguendus*.  
Mediane Loben der Ovipositorbasis nur wenig cephalad vorge-  
zogen, ihr Vorderrand flach ausgebuchtet (Abb. M 2);  
Strukturierung der Oberfläche wie bei *distinguendus* (Abb. L 2);  
Vf VIII wie bei *distinguendus* (Abb. L 2, M 2). Eka vom *distin-*  
*guendus*-Typ (Abb. L 2, R 2); Unterschiede bestehen in abso-  
luter Größe und Proportionen der Strukturen: die Polster sind  
absolut größer (Höhe der Polster zur Höhe der medianen Loben -  
Distanz a : Distanz b in Abb. L 2 - wie 1,5:2,5; bei *distin-*  
*guendus* wie 2:2,5), sie reichen bis an oder über die Einsen-  
kungen der medianen Loben, die stärker chitinierte Außen-  
seite reicht bis an den Ventralrand der Polster, die sich  
median fast berühren (Abb. R 2).  
Genitalraum wie bei *distinguendus*.

#### Kopulationsendphase

Keine Kopulationen in vivo; die große Ähnlichkeit im Bau der  
Genitalarmaturen beider Geschlechter läßt dieselbe Korrelation  
wie bei *distinguendus* vermuten.

#### 5.1.3 *Jassargus geresensis* LINDBERG 1960

Aufgrund der Ähnlichkeiten im Pygoforbau und Aedeagus der ♂♂  
zur näheren Verwandtschaft von *distinguendus* gerechnet.

Typusfundort: Gerez, Prov. Minho, Portugal

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 2

Färbung und Zeichnung: wie bei *distinguendus*; aber wie bei  
*curvatus* auch braune, kontrastreiche Individuen möglich;  
bei manchen kann sich die dunkle Randfärbung der Zellen so  
stark ausdehnen, daß nicht nur die Zellen selbst, sondern  
auch die benachbarten Partien der Adern völlig überdeckt  
werden und nur noch wenige helle Flecken besonders im Bereich  
der Queradern übrig bleiben.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 3, B 3, C 3, D 3, F 3, H 3):

Subgenitalplatten am distalen Ende schräg nach innen abgestutzt, so daß ein + breiter, flacher V-Spalt zwischen ihnen entsteht; an der Innenkante etwa 1,4 mal so lang wie Sternit IX median lang, Makrochäten (7-9) nicht streng uniseriat. Stylusapophyse mit breiter Basis und zum Ende hin verschmälert, Innenrand kaum konkav, mit 5-6 Zähnen (Abb. A 3). Aedeagus vom distinguendus-Typ; aber lateral neben dem Schaft zwei spitze, leicht ventrad gekrümmte Fortsätze am Sockel, die etwa die Hälfte der Schaftlänge erreichen; dünnere Chitinwände verbinden sie mit dem Schaft; der obere Rand dieser Wandungen ist ausgerandet und nimmt in Ruhelage die Ventraldornen des Pygofors auf (Abb. B 3, C 3, D 3).

Pygofor wie bei distinguendus; die Seitenloben erreichen nicht den Hinterrand des Analrohrs (Abb. F 3) und sind distal deutlich schwächer chitiniert als die Basis, am distalen Ende keine Spitze und nicht skulpturiert (Abb. F 3, ); Ventraldorn stumpf (Abb. H 3); Dorsalausschnitt + halbkreisförmig, nicht parabolisch wie bei anderen Arten (Abb. F 3). Analrohr wie bei curvatus; maximal doppelt so breit wie die Mündung (Abb. F 3, ), fast einen 3/4-Kreis bildend.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 3, L 3, M 3, N 3, P 3, Q 3, R 3):

Genitalkomplex etwa doppelt so lang (etwa 1,1 mm) wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:2,5, zur Breite wie 1:2 (Abb. L 3, M 3). Sternit VII ähnlich wie bei distinguendus, aber die seitlichen Einschnitte fehlen, Mittellappen deutlich gegenüber den Seiten verlängert (Abb. K 3).

Mediane Loben der Ovipositorbasis cephalad verlängert, breit abgestutzt, mit einer scharfen Schulter an der Außenkante der lateralen Loben (Abb. N 3); sonst wie bei distinguendus; ebenso Vf VIII (Abb. N 3, P 3).

Bka vom distinguendus-Typ; die Polster überragen seitlich weit die basale Chitinplatte (etwa 1/3 der Breite der Polster liegt außerhalb - Abb. R 3), der Abstand zwischen den Polstern ist nicht ganz so weit wie deren Breite, die Ventralkante erreicht die Einsenkung an den Stirnseiten der medianen Loben,

auf dem dünn-chitinisierten Teil des Polsters ist median eine feine "Naht" oder "Furche" zu erkennen (Abb. N 3). Genitalraum wie bei *distinguendus*.

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei *distinguendus* und *curvatus*. Ein funktionell bedingter Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Sockelfortsätze und dem relativ zu den vorigen Arten größeren Abstand der Polster des Bka ist wegen der bei *distinguendus* dargestellten Funktion dieser Strukturen (Abdichtung des Genitalraumes) nicht auszuschließen.

5.1.4 *Jassargus franzi* REMANE & SCHULZ in litt.

Aufgrund der Ähnlichkeit im Bau von Pygofor und Aedeagus der ♂♂ und im Bau der Ovipositorbasis und des Basalklappenapparates der ♀♀ zu *Jassargus* s.str. ZV. gestellt; große Ähnlichkeit mit *J. geresensis* LD.

Typusfundort: Corconte (Östl. Reinosa), Prov. Santander, Hispanica sept.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 2

Färbung und Zeichnung: von *distinguendus* nicht zu unterscheiden.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 4, B 4, C 4, D 4, F 4, H 4):

Subgenitalplatten an der Innenkante etwa 1,3 mal so lang wie Sternit IX median lang; am distalen Ende schräg nach innen abgestutzt, so daß zwischen ihnen ein + breiter, flacher V-Ausschnitt entsteht; Makrochäten (8-10) + uniseriat. Stylusapophyse ähnlich wie bei *geresensis*, Basis nur etwa doppelt so breit wie die seitlich nach außen gerichtete Partie, Innenrand flach konkav mit 5 Zähnen (Abb. A 4).

Aedeagus ähnlich wie bei *geresensis*, lediglich der Schaft ist bis auf die Höhe der seitlichen Sockelfortsätze reduziert; die auf der Ventralseite gelegenen Partien der Wandung zwischen Schaftbasis und Sockelfortsätzen sind tief dorsalwärts ausgehöhlt (Abb. B 4, C 4, D 4).

Die Pygoforseitenlaken erreichen nicht den Hinterrand des Anal-

rohrs (Abb. F 4), deutlich dünner chitiniert als die Basis sind die Endteile der Seitenloben, die am distalen Ende keine Spitze und keine Skulpturierung zeigen (Abb. F 4, ); Ventraldornen spitz (Abb. H 4); Dorsalausschnitt + parabolisch (Abb. F 4), nicht sehr schräg zur Körperlängsachse

Analrohr (Abb. F 4, ) wie bei den vorigen Arten von gruppentypischem Bau; vor der Mündung nicht verschmälert, maximale Breite etwa doppelt so breit wie die Mündung; Skulpturierung vgl. *geresensis* und *distinguendus*.

#### Genitalkomplex des ♀ (Abb. K 4, L 4, M 4, N 4, Q 4, R 4):

Genitalkomplex im Vergleich zu den vorigen Arten absolut am größten (etwa 1,2 mm), in den Proportionen aber wieder sehr ähnlich: etwa doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:1,7, zur Breite wie 1:2,5 (Abb. L 4, M 4). Sternit VII von gruppentypischem Bau, wie bei *geresensis* (Abb. K 4). Mediane Loben der Ovipositorbasis cephalad wenig vorgezogen, zur Mitte hin etwas kaudad zurückweichend, Schultern an den Außenkanten der lateralen Loben rund. Einsenkungen an den Stirnseiten der medianen Loben oberhalb der Querachse der Stirnflächen der G VIII.

Oberflächenskulptur und Bau der Vf VIII wie bei den vorigen Arten (Abb. N 3, P 3). Bka vom *distinguendus*-Typ; ähnlich wie bei *geresensis*; Polster überragen seitlich die basale Platte, sie erreichen die winkeligen Einsenkungen an den Stirnseiten der G VIII nicht (Abb. R 4) und überragen deutlich sichtbar cephalo-dorsal die Ovipositorbasis (Abb. N 4, P 4 - vgl. mit N 3, P 3), die feine Furche auf der ventralen Fläche der dünnhäutigen Partie fehlt; die Polster sind im Gegensatz zu den vorigen Arten deutlich breiter als hoch, der Abstand zwischen ihnen beträgt etwa die Hälfte der Breite eines Polsters (Abb. R 4). Genitalraum wie bei *distinguendus*.

#### Kopulationsendphase

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei den vorigen. Zu einem möglicherweise funktionell bedingten Zusammenhang von

Aedeagusbau und Größe und Abstand der Polster des Eka des ♀ vgl. bei *geresensis*, oben S. 41.

#### 5.1.5 *Jassargus obtusivalvis* (KIRSCHBAUM 1869).

Beschrieben als *Jassus Deltocephalus obtusivalvis* KBM. Die von FIEBER (1872 b) festgestellte Synonymie mit *Deltocephalus picturatus* FIEBER ist problematisch. Da KIRSCHBAUM (1869) Tiere aus dem "Mainzer Becken" (in Deutschland), aber auch Tiere aus Triest (heute Jugoslawien - aus der Sammlung VON DER HEYDEN) beschreibt, ohne den Typusfundort festzulegen, ist nicht auszuschließen, daß die nach Exemplaren aus der Sammlung von VON DER HEYDEN vorgenommene Synonymisierung nicht mit *obtusivalvis* KBM., sondern mit dem ebenfalls dort vorkommenden und *obtusivalvis* sehr ähnlichen *Jassargus bicorniger* (THEN 1895) (= *Deltocephalus bicorniger* TH.) erfolgt ist. Zu *Jassargus* s. str. nach RIBAUT 1952.

Typusfundort: nicht festgelegt; in der Literatur wird als *J. obtusivalvis* (KBM.) die Form angesehen, wie sie im "Mainzer Becken" und allgemein in Mitteleuropa gefunden wird (vgl. z.B. W. WAGNER 1939).

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 3

Färbung und Zeichnung (vgl. Abb. O.2.2): bunte, kontrastreich gefärbte Art mit brauner Grundfärbung; Zellumrandungen über Zellen und Flügel ungleichmäßig verteilt, Ocellierung also nicht ± scharf begrenzt; Adern besonders im Bereich der Queradern weiß.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 5, B 5, C 5, D 5, E 5, F 5, G 5, H 5, J 5):

Subgenitalplatten am distalen Ende abgestutzt, an der Innenkante stärker abgeschrägt als an der Außenkante (Abb. A 5); an der Innenkante etwa 1,6 mal so lang wie Sternit IX median lang; Makrochäten (7-9) ± uniseriat. Stylusapophyse mit sehr breiter Basis, kurz, kaudad gerichtet, Innenkante konkav, mit einer unregelmäßigen Zähnelung (Abb. A 5).

Aedeagus mit ± parallelseitigem Sockel, an dessen Dorsalkante befinden sich ventral vor dem Schaft 2 dorso-laterad gekrümmte

Fortsätze, die so lang wie der Schaft sind (Abb. B 5, C 5, D 5, E 5). Von den dorsalen Ecken der Basis zieht jederseits ein nieren- oder bohnenförmig gekrümmtes Sklerit in das Genitalphragma, deren Enden durch ein Ligament verbunden sind, so daß ein geschlossener Ring entsteht (Abb. E 5). Der Aedeagusschaft inseriert am Dorsalrand des Sockels und ist leicht ventrad gekrümmt; die Seitenloben um das Phallotrema sind weit verlängert, distal schmal verjüngt (Abb. C 5) und bis zum engen Kontakt genähert (Abb. B 5, E 5), so daß der Eindruck erweckt wird, als seien sie dort verwachsen. Das Phallotrema liegt  $\pm$  apikal zwischen den Loben und ist nicht zweigeteilt mit einem "Fenster" auf der Ventralseite des Schaftes, wie man nach RIBAUT (1952: 254, Abb. 627) schließen muß.

Die Pygoforseiten tragen jederseits einen großen Ventraldorn auf etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge der Ventral~~k~~ante (Abb. H 5); er ist einwärts  $\pm$  weit dorsad gekrümmt, am Ende stumpf (Abb. J 5). Die Endteile der Seitenloben erreichen den Hinterrand des Analrohrs (Abb. F 5), sind breit quer abgestutzt, stark chitiniert und mit zwei seitlichen, kurzen, kräftigen Apophysen versehen (Abb. G 5, J 5). Der Dorsalausschnitt ist flach bogenförmig (Abb. A 5), das Dorsaldach vor der steilen, fast senkrecht zur Körperachse stehenden Ausschnittsebene aufgewölbt (Abb. G 5).

Das Analrohr ist kurz, an den Seiten wenig verbreitert, fast zylindrisch, hoch, rund, kaum abgeflacht; im Mündungsbereich lateral und ventral mit  $\pm$  langen, spitzen Zähnen (Abb. F 5, G 5, J 5).

Tiere aus der Sierra de Estrela in Portugal (Näheres vgl. Kapitel 7) zeigen am Schaft lateral jederseits in halber Höhe einen kaudad gerichteten Zacken an den Seitenloben. Diese klaffen (deutlich nach Mazeration) am Ende auseinander; die Sockelfortsätze sind wenig schmaler und stehen weiter auseinander (Abb. B 5a). In allen anderen Merkmalen der Genitalarmatur sind sie nicht von den mitteleuropäischen Tieren zu unterscheiden.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 5, L 5, M 5, N 5, P 5, Q 5, R 5):  
Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G 1 IX wie 1:2, zur Breite wie 1:1,5-2,0 (Abb. L 5, M 5).  
Sternit VII am Hinterrand mit 2  $\pm$  tiefen seitlichen Einschnitten; Mittellappen groß, trapezförmig, länger als die Seitenlappen, am distalen Rand glatt oder flach ausgeschnitten (Abb. K 5).  
Mediane Loben der Ovipositorbasis nur wenig cephalad verlängert; Außenkanten der lateralen Loben anders als bei Angehörigen der *distinguendus*-Gruppe deutlich an der breit,  $\pm$  gerade abgestutzten Basiskante des Ovipositors; nicht so weit an den Seiten (Abb. N 5); im Bereich des schmalen Spaltes am Eingang in den Genitalraum ist die Ovipositorbasis schwächer chitiniert. Mediane Loben nicht so weit abgesenkt und Basis in Seitenansicht flacher als in der *distinguendus*-Gruppe (Abb. P 5). Oberfläche im cephalen Abschnitt mit kleinen kaudal gerichteten Zähnchen besetzt, lateral und weiter kaudal granuliert (Abb. N 5). Vf VIII im cephalen Drittel granuliert, sonst glatt; Dorsalkante über der cephalen Schulter stark gewölbt; die hintere kaudo-dorsad weisende "Ecke" breit abgerundet (Abb. P 5).  
Bka durch weite, faltige Häute mit den Vf VIII verbunden; Basalklappe in Frontansicht unregelmäßig sechseckig, gewölbt, am Ventralrand eine unregelmäßig begrenzte, etwa dreieckige Partie von schwächerer Chitinisierung (Abb. R 5). Mit der Körperlängsachse bildet sie einen Winkel von mehr als  $45^{\circ}$  (Abb. P 5) und überragt die Ovipositorbasis dorsal (Abb. N 5); ohne chitinösen Fortsatz im Dach des Genitalvorraums. Im Dach des Genitalraums liegt median ein zungen- oder rautenförmiges Sklerit, dessen Begrenzung zu zwei seitlichen, länglichen Skleriten in den Seitenwänden manchmal nur schwer zu erkennen ist (Abb. Q 5). Genitalraum kurz, sackförmig. Eine gewisse Variabilität beobachtet man in den Größenrelationen der Ovipositorbasis (die Tiere aus der Sierra de Estrela (Portugal) haben eine stärker gestauchte und gerundete Basis (Abb. N 5a)) und in Form und Ausmaß der Chitinisierung der Basalklappe, wobei eine geographisch durch Separationstendenzen bedingte Variabilität nicht auszuschließen

ist (vgl. Abb. R 5a, 5b, 5c, 5d); vgl. dazu unten bei *J. avennicus* und *J. bicorniger*.

#### Kopulationsendphase

Die Subgenitalplatten des ♂ sind wie bei *distinguendus* gespreizt und ragen mit ihren Enden in die Intersegmentalhaut zwischen Sternit VI und VII beim ♀; bei beiden untersuchten Kopulationen hatten Styli und Subgenitalplatten des ♂ das Sternit VII des ♀ nicht im bei *distinguendus* beschriebenen Zangengriff. Von daher liegt es nahe, bei *obtusivalvis* allenfalls eine transitorische Funktion des Zangengriffes in der Anfangsphase der Kopulation anzunehmen, da in der Endphase der Zusammenhalt durch andere Mechanismen hinreichend gesichert ist, so daß Styli und Subgenitalplatten des ♂ das Sternit VII des ♀ wieder loslassen können.

Die Pygoforseitenloben liegen beiderseits der kaudalen, distalen Enden der Vf VIII mit ihren breiten, wie Greifkanten wirkenden Apophysen auf, die so offenbar ein Abgleiten verhindern. Die steil dorsad gerichteten, stumpfen Ventraldornen greifen beiderseits der Basalklappe dorsal über den medianen Loben der G VIII in die lockeren Häute zwischen Basalklappe und Vf VIII.

Die Basalfortsätze des Aedeagussockels liegen außen, cephal über der Basalklappe, deren Wölbung dem Krümmungsgrad der Fortsätze + genau entspricht; der Schaft des Aedeagus mit dem Phallotrema liegt auf der Innenseite der Klappe im Genitalraum. Auch hier findet man wie bei *distinguendus* auf der Basis des Ovipositors erstarrtes, farbloses, amorphes Sekret.

Das Analrohr liegt in der bei *distinguendus* beschriebenen Weise zwischen männlichem und weiblichem Genitalkomplex.

#### 5.1.6 *Jassargus avennicus* RIBAUT 1952

Nächstverwandt mit *obtusivalvis*, nur auf Grund der Distalteile der Pygoforseitenloben von diesem zu unterscheiden.

Typusfundort: Avignon, Dptmt. Vaucluse, Frankreich.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 4

Färbung und Zeichnung: wie obtusivalvis

Genitalstruktur des ♂ (Abb. G 6, J 6):

In der Nähe des Typusfundortes gefangene Tiere (südlich Pont du St. Esprit, nördlich St. Nazaire, Dptmt. Guard) unterscheiden sich von obtusivalvis nur durch die distale Greifkante der Pygoforseitenloben, die nicht breit, quer abgestutzt ist mit 2 lateralen Apophysen, sondern nur mit einfach verstärktem, schmalem Ende (Abb. G 6, J 6). Dabei findet man eine Variabilität der Breite dieser Greifkante, wenn man im Rhônetal weiter nach Norden geht:

Individuen aus Donzère (Dptmt. Drôme) zeigen eine breitere Kante als die aus Pont du St. Esprit (Abb. J 6a) und solche aus Montelimar (Dptmt. Drôme) eine noch breitere (Abb. J 6b); aber bei beiden Fundorten sind die Greifkanten noch deutlich schmaler als bei den Tieren aus Servès (Dptmt. Drôme), die ganz typische Vertreter von J. obtusivalvis sind. (zur Lage der Fundorte vgl. Karte Nr. 4). Zur Interpretation dieser Verhältnisse vgl. Kapitel 7.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. N 6, P 6, Q 6, R 6):

Proportionen des Genitalkomplexes und Sternit VII wie bei J. obtusivalvis.

Ovipositorbasis (Abb. N 6) im Umriß schlanker als bei obtusivalvis, wobei die Proportionen sich von obtusivalvis nur geringfügig unterscheiden und erst im statistischen Mittel signifikant werden; die Basis des Ovipositors ist schmaler als bei obtusivalvis: Abstand der Außenkanten der lateralen Loben zur maximalen Breite der Basis wie 1:1,42 (bei obtusivalvis wie 1:1,4).

Vf VIII wie bei obtusivalvis, aber die distale, kaudo-dorsal weisende Ecke schlanker (Abb. P 6), Bka wie bei obtusivalvis; die Größe der Basalklappe, i. a. breiter als lang (bei obtusivalvis eher so lang wie breit), liegt innerhalb der Variationsbreite von obtusivalvis und erlaubt keine sichere Unterscheidung (Abb. R 6); die bei den ♂♂ zu beobachtenden Gradationszonen zu obtusivalvis (vgl. oben) lassen sich bei den ♀♀ nicht so eindeutig feststellen, da die Variabilität der

Basalklappe, die am ehesten erkennbare Differenzierungen aufweist, innerhalb einer Population die ganze Spanne einer möglichen, geographisch bedingten Variabilität umfaßt (vgl. Abb. R 6a, 6b, 6c, 6d, 6e - Fundorte vgl. Karte 4).

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei obtusivalvis.

5.1.7 *Jassargus bicorniger* (THEN 1896)

Synonym von *Deltocephalus bicorniger* THEN; *Lausulus bicorniger* RIBAUT 1946

Nach der THEN'schen Beschreibung handelt es sich um einen nahen Verwandten von obtusivalvis KBM., von dem er sich durch Details im Bau des Aedeagus und im Bau der Stylusapophyse unterscheidet. Nach der Publikation durch THEN für Tiere aus dem Karst bei Triest (Jugoslawien) wurde die Art erst von LOGVINENKO (1963) wieder aus der Ukraine (U.S.S.R.) gemeldet. Die hier vorliegenden Tiere wurden in den karnischen Alpen (Tolmezzo, Provinz Friuli, Italien) gefangen; sie gleichen bis auf Details im Aedeagusbau den von THEN beschriebenen Formen.

Typusfundort: Borst und Bazavica, Triest, Jugoslawien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 5

Färbung und Zeichnung: wie obtusivalvis.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 7, B 7, C 7, D 7, J 7): \_\_\_\_\_

Subgenitalplatten am Innenrand etwa 1,5 mal so lang wie Sternit IX median lang, an den Enden nach innen abgeschrägt, so daß zwischen ihnen ein deutlicher V-Ausschnitt entsteht (Abb. A 7). Makrochäten (9-11) + uniseriat. Stylusapophyse lang, sie erreicht distal etwa 3/4 der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte, ist kaudad gerichtet, mit breiter Basis, zur Spitze verjüngt und am Innenrand konkav; mit 7 Zähnen versehen (Abb. A 7). Aedeagus wie bei obtusivalvis; aber: Sockelfortsätze nicht so lang wie der Schaft (Abb. C 7), Seitenloben des Schaftes distal nicht so eng aneinanderliegend, Seitenränder des Schaftes

an der Basis unregelmäßig kreneliert (Abb. B 7). Nach der Beschreibung THEN's sollen sich innen zwischen den Sockelfortsätzen und dem Schaft jederseits ein zusätzlicher, kurzer, spitzer Fortsatz befinden. Er existiert bei den vorliegenden Tieren nicht; offenbar liegt hier eine innerartliche Variabilität vor.

Pygofores wie bei *obtusivalvis*, nur die distale Greifkante der Seitenloben nicht so breit wie bei *obtusivalvis*, laterale Apophysen wenig ausgeprägt (Abb. J 7). Analrohr wie bei *obtusivalvis*.

#### Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 7, L 7, M 7, N 7, P 7, Q 7, R 7):

Genitalkomplex etwas mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G 1 IX wie 1:2,5, zur Breite wie 1:1,6 (Abb. L 7, M 7). Sternit VII wie bei *obtusivalvis* (Abb. K 7).

Ovipositorbasis ähnlich wie bei *obtusivalvis*, aber stärker abgerundet; die Unterschiede sind metrisch schwer zu fassen: Abstand der Außenkanten der lateralen Loben zur maximalen Breite der Ovipositorbasis wie 1:1,25 (bei *obtusivalvis* 1:1,4; bei *avennicus* 1:1,42) (Abb. N 7). Oberfläche skulpturiert wie bei *obtusivalvis*. Vf VIII (Abb. P 7) wie bei *obtusivalvis*. Bka vom *obtusivalvis*-Typ; die Basalklappe überragt die Ovipositorbasis dorso-cephal kaum, sie ist etwa 3 mal so lang wie breit (Abb. R 7, 7a); im Dach des Genitalvorraums einige stärker chitinierte Flecken (Abb. Q 7).

Genitalraum in Gestalt und Größe wie bei *obtusivalvis*; die lateralen, kräftig chitinierten Sklerite sind ebenso groß wie das schwächer chitinierte mediane Sklerit (Abb. R 7).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation *in vivo*; vermutlich wie bei *obtusivalvis*.

#### 5.1.8 *Jassargus hartigi* (W. WAGNER 1942)

Beschrieben als *Deltocephalus hartigi* WAGNER, als verwandte Art der Artengruppe um *J. obtusivalvis* (KBM.) und *bicorniger* (TH.).

Typusfundort: Torri Benaco, Lago di Garda, Italien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 5.

Färbung und Zeichnung: wie obtusivalvis

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 8, B 8, C 8, D 8, F 8, G 8, H 8, J 8):

Subgenitalplatten am Innenrand etwa 1,4 mal so lang wie Sternit IX median lang, am distalen Ende jederseits gleichmäßig, schmal gerundet; Makrochäten (7-9) + uniseriat (Abb. A 8). Stylusapophyse kurz; sie erreicht nicht ganz  $\frac{2}{3}$  der Länge des Außenrandes der Subgenitalplatte und ist gerade kaudad gerichtet; zur Spitze wenig verschmälert; Innenrand konkav, mit 4-5 unregelmäßigen Zähnen (Abb. A 8).

Aedeagus vom obtusivalvis-Typ; aber: nur ein Sockelfortsatz ventral vor dem Schaft, leicht dorsad gekrümmt, nach etwa  $\frac{3}{4}$  seiner Länge gegabelt; Fortsatz so lang wie der Schaft (Abb. B 8, C 8). Seitenloben des Schaftes distal spitz verjüngt und sich kreuzend (Abb. B 8, C 8). Phallotrema und Skelettring im Phragma wie bei obtusivalvis. Pygofor wie bei obtusivalvis; Ventraldorn etwa auf  $\frac{3}{5}$  der Ventralkante (Abb. H 8), steil dorsad, fast cephalad gerichtet (Abb. G 8), stumpf; Endteil der Seitenloben ähnlich obtusivalvis, aber mit größerer Variabilität innerhalb der Art: von einer + breiten verstärkten Kante sind alle Übergänge zu einer verstärkten, stumpfen Spitze möglich (Abb. J 8).

Dorsalausschnitt des Pygofors etwa  $\frac{1}{4}$ -kreisförmig (Abb. F 8), Ausschnittsebene sehr steil und Dorsalfläche vor dem Ausschnitt aufgewölbt wie bei obtusivalvis (Abb. G 8). Analrohr kurz, etwa so breit wie lang, etwa  $\frac{1}{3}$  vor der Mündung stärker verschmälert, an der breitesten Stelle etwa doppelt so breit wie die Mündung, hoch, rund; um die Mündung und median auf der Dorsalfläche granuliert (keine Zähnchen).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 8, L 8, M 8, N 8, P 8, Q 8, R 8):

Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G 1 IX wie 1:2,6, zur Breite wie 1:1,7 (Abb. L 8, M 8). Sternit VII wie bei obtusivalvis (Abb. K 8).

Mediane Loben der G VIII cephalad wenig vorgezogen, gleichmäßig gerundet, nicht quer abgestutzt wie bei obtusivalvis, sodaß median zwischen ihnen ein + tiefer V- Ausschnitt (Abb. N 8) entsteht; in diesem Bereich G VIII nur schwach chitiniert; Abstand der äußersten Außenkanten der lateralen Loben zur maximalen Breite der Ovipositorbasis etwa wie 1:1,4. Oberfläche mit kräftiger Körnelung versehen.

Vf VIII cephalo-ventral granuliert; etwa 2/3 der cephalo-dorsalen Kante weit nach außen umgebogen (Abb. P 8, Q 8 ); sonst wie bei obtusivalvis.

Die Basalklappe überragt die Ovipositorbasis cephalo-dorsal (Abb. N 8); in Größe, Form und Chitinisierung wie bei obtusivalvis (Abb. Q 8, R 8). Genitalraum wie bei obtusivalvis (Abb. R 8).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei obtusivalvis.

#### 5.1.9 J. graecobtusus REMANE & SCHULZ in litt.

Eine in Größe, Körperproportionen, Färbung und Zeichnung von obtusivalvis nicht zu unterscheidende Art.

Typusfundort: Oxia bei Mikrolimni, am kleinen Prespa-See,

Nomos: Florina, Griechenland.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 5

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 9, B 9, C 9, F 9, G 9, H 9):

Subgenitalplatten am Innenrand etwa 1,5 mal so lang wie Sternit IX median lang, am distalen Ende schmal, quer abgestutzt; distale Hälfte der Außenkante konkav; Makrochäten (7-9) + uniseriat. Stylusapophyse ähnlich wie bei obtusivalvis, aber länger; sie erreicht mehr als 2/3 der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte. Innenrand der Apophyse konkav, unregelmäßig, grob gezähnt (Abb. A 9).

Aedeagus vom obtusivalvis-Typ; Unterschiede liegen nur in der Gestalt der Sockelfortsätze, die wie bei obtusivalvis bis zur Spitze des Aedeagusschaftes reichen (bei bicorniger sind sie kürzer), aber anders als bei diesen distal nicht nach außen,

sondern nach innen gerichtet sind, in Seitenansicht schmaler und durchweiter basal am Sockel verlagerte Insertion länger sind (Abb. B 9, C 9). Distale Seitenloben des Schaftes und Phallotrema wie bei obtusivalvis, ebenso der Skelettring im Genitalphragma.

Pygofor und Analrohr im Bauplan wie bei obtusivalvis (vgl. Abb. F 9, G 9, H 9 mit Abb. F 5, G 5, H 5). Unterschiede liegen im Bau der distalen Greifkante an den Seitenloben, die immer schmaler als bei obtusivalvis ist (vgl. Abb. G 9 mit G 5) und eine große Variabilität zeigt zwischen einer + breiten "Kante" und einem + stumpfen Apikaldorn, ähnlich wie bei hartigi; eine gewisse Variabilität zeigt auch der Ventraldorn hinsichtlich seines Endteils, der schlank und spitz, aber auch stumpf sein kann.

#### Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 9, L 9, M 9, N 9, P 9, Q 9):

In Bau und Größe sehr ähnlich wie bei obtusivalvis; Genitalkomplex etwas mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:2,1, zur Breite wie 1:1,5 (Abb. L 9, M 9). Sternit VII wie bei obtusivalvis (Abb. K 9).

Ovipositorbasis wie bei obtusivalvis, aber Abstand der äußersten Außenkanten der lateralen Loben der G VIII zur maximalen Breite der Ovipositorbasis wie 1:1,5 (obtusivalvis: 1:1,4; bicorniger: 1:1,25) (Abb. N 9); Vf VIII größer, mit Betonung der ventral die G VIII bedeckenden Partie (Abb. N 9) und distal stärker kaudad ausgezogener Dorsalpartie (Abb. P 9).

Bka und Genitalraum wie bei obtusivalvis; Basalklappe in Größe und Gestalt sehr ähnlich den mitteleuropäischen Formen von obtusivalvis (vgl. auch Abb. R 5a, b, c, d), aber stärker schüsselförmig gewölbt. Genitalraum in Größe und Chitinisierung der Wände wie bei obtusivalvis (Abb. R 9).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei obtusivalvis; hingewiesen sei hier nur auf die Korrelation von Länge und Krümmungsgrad der Sockelfortsätze des männlichen Aedeagus mit der Krümmung der Basalklappe des Weibchens, die hier entsprechend stärker gekrümmt und vergrößert ist als bei obtusivalvis.

## 5.2 Subgenus *Arrailus* RIBAUT

### 5.2.1 *Jassargus Arrailus flori* (FIEBER 1869)

Beschrieben als *Jassus Deltocephalus flori* FIEBER; synonymisiert mit *Deltocephalus oculatus* J. SAHLBERG sec. LINDBERG 1947 a. Typusart des Subgenus *Arrailus* RIB.

Typusfundort: nicht festgelegt

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 7

Färbung und Zeichnung: vom obtusivalvis-Typ, meist weniger kontrastreich gezeichnet (vgl. Abb. O.2.3).

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 10, B 10, C 10, F 10, G 10, H 10):

Subgenitalplatten am Innerand etwa 1,6 mal so lang wie Sternit IX median lang, am distalen Ende jederseits gleichmäßig schmal gerundet; Makrochäten (11-12) nicht streng uniseriat (Abb. A 10). Stylusapophyse kurz, gedrunken; sie erreicht die Hälfte der Länge des Außenrandes der Subgenitalplatten, scharf laterad gebogen und an der Spitze verjüngt, Innenrand unregelmäßig gezähnt; gerade bis flach konvex (Abb. A 10).

Aedeagus mit U-förmigem, im dorsalen Teil stärker V-förmigem Sockel; dieser mit transversalem Kiel ventral vor der Schaftbasis; laterale Fortsätze ziehen ins Phragma, sie sind miteinander verbunden. Aedeagusschaft inseriert am Dorsalrand des Sockels; lateral an der Basis je ein kleines Zähnchen; Schaft stark kompreß, weit ventral gebogen, Seitenloben des in Seitenansicht sichelförmigen Schaftes spitz auslaufend; Phallosoma apikal auf halber Höhe des ganzen Schaftes (Abb. B 10, C 10).

Pygofor mit großem, spitzem, einwärts dorsad gekrümmtem Ventraldorn, etwa auf 2/3 der Länge der Ventralrinne (Abb. G 10, H 10). Ventralrand der Seitenloben zwischen Ventraldorn und apikaler Ecke unregelmäßig kreneliert (Abb. H 10); Seitenloben erreichen den Hinterrand des Analrohrs nicht (Abb. F 10, G 10); Dorsalausschnitt des Pygofors breit, Ausschnittebene flach, weniger als 45° mit der Körperlängsachse (Abb. G 10).

Analrohr (Abb. F 10, G 10) deutlich breiter als lang, an der breitesten Stelle etwa 1,8 mal so breit wie die Mündung, dorso-

ventral abgeplattet; größte Breite in der basalen Hälfte, danach zur Spitze hin verjüngt, sodaß eine  $\pm$  breit-urnenförmige Gestalt entsteht; um die Mündung und median auf der Dorsalfläche gezähnt, nicht ventral unter der Mündung.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 10, L 10, M 10, N 10, P 10, Q 10, R 10):

Genitalkomplex (Abb. L 10, M 10) etwa doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:1,9, zur Breite wie 1:1,4. Sternit VII vom obtusivalvis-Typ, laterale Einschnitte nicht so tief (Abb. K 10). Median Loben der Ovipositorbasis wenig cephalad vorgezogen; zur Mitte hin einen flach V-förmigen Einschnitt bildend, an dessen Grunde ein schmaler Spalt als Eingang in den Genitalraum (Abb. N 10); um den Spalt Loben dünner chitiniert. Mediane und laterale Loben nur durch eine schwach ausgeprägte Furche gegeneinander abgesetzt; Oberfläche granuliert (Abb. N 10). Vf VIII an ihrer cephal liegenden, ventralen Schulter skulpturiert, kaudo-dorsale Partie schlank ausgezogen (Abb. N 10, P 10).

Der Bka ist häutig mit den Vf VIII verbunden (Abb. Q 10). Er ist in ventraler Aufsicht schon im Spalt zwischen den medianen Loben zu erkennen (Abb. N 10) und bildet mit der Körperlängsachse einen Winkel von mehr als  $45^{\circ}$  (Abb. M 10, P 10). Die cephal liegende Chitinstruktur besteht aus einer etwa dreieckigen, gebogenen Platte, deren Ventralkanten breit sichelförmig unter die G VIII ziehen (Abb. N 10, Q 10). Sie sind zu Rinnen gewölbt und am Außenrand mit den nach innen umgebogenen medianen Loben verbunden. Der mediane Teil dieser Platte schlägt am Dorsalrand um und bildet an der Basis jederseits ein kleines Polster; zwischen diesen führt der Weg in den Genitalraum (Abb. N 10). Der dorsale Bereich des Basalklappenapparates ist nur schwach chitiniert und läßt so in der Frontalansicht die innere Struktur des Genitalraumdaches durchscheinen (Abb. R 10): parallel zur äußeren Platte liegt dort ein dreieckiges, schüsselförmig gewölbtes Chitinelement. Der Genitalraum insgesamt ist kurz, sackartig, ohne weitere Chitinverstärkungen (Abb. Q 10).

### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; Korrelationen nur indirekt nach Manipulation unter dem Binokular erschlossen: für die Ventraldornen des männlichen Pygofors kommt nur der Raum, der von den Ausläufern der Basalklappe über den medianen Loben gebildet wird, in Frage. Es läßt sich zeigen, daß die Ventraldornen dort eingeführt werden können; nicht selten findet man am Ende dieser "Rinnen" chitinöse Verdichtungen, die auch intensiver gefärbt sind, die als Wundreaktionen auf "Verletzungen" durch die Ventraldornen gedeutet werden können. Die krenelierte Griffkante zwischen Ventraldorn und Apikalecke kann dann nur um die vordere dorso-cephale Schulter der Vf VIII des ♀ greifen. Die skulpturierte Oberfläche der Vf VIII kann in Verbindung mit der krenelierten Griffkante eine Einrichtung zum besseren Haften, gegen das Abrutschen der Pygoforventralkante darstellen. Die Chitinisierung im Dorsaldach des Genitalraumes könnte eine Leitfunktion für die Aedeagusspitze haben und gleichzeitig vor Verletzungen schützen.

#### 5.2.2 *Jassargus Arrailus alpinus* (THEN 1896)

Nach der Bearbeitung dieses Taxons durch W. WAGNER (1958) handelt es sich dabei um eine "Superspezies" mit vier Rassen: *J. alpinus neglectus* (= *Deltocephalus neglectus* THEN 1896), *J. alpinus* (= *Deltocephalus alpinus* THEN 1896), *J. alpinus cebennicus* (*Lausuculus cebennicus* nom. nudum RIBAUT 1946, = *Jassargus cebennicus* RIBAUT 1952) und *J. alpinus alemannicus* W. WAGNER 1958. Die interspezifische Variabilität von Pygoforbedornung und Bau der Stylusapophyse ist nicht größer als die intraspezifische Variabilität einzelner Populationen, so daß signifikante Unterschiede nur im Bau des Aedeagus zu finden sind. Diese chitinmorphologischen Unterschiede hatte WAGNER unter Hinzuziehung chorologischer Daten als Ausdruck vikarianter geographischer Rassen (nicht als "cline" im strengen Sinne) angesehen. Von einer Ursprungspopulation im französischen Zentralplateau, vertreten durch *cebennicus*, sei die Verbreitung, verbunden mit einer Merkmalsprogression (Verkürzung des Aedeagusschaftes), radial in nördlicher und westlicher Richtung verlaufen.

In diesem Formenkreis beschrieb LOGVINENKO *J. alpinus carpaticus* 1963 aus den Karpaten und VILBASTE *J. altaicus* (1965 als Subspezies von *J. alpinus*, 1968 von ihm selbst zu Speziesrang erhoben) aus dem Altai.

Zu einer ausführlichen Kritik der WAGNER'schen Vorstellungen sei auf Kapitel 7 verwiesen. Hier sollen nur die morphologischen Aspekte behandelt werden.

Geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 8

Färbung und Zeichnung: bei allen Taxa äußerst variabel; Grundfarbe bräunlich-gelb, neben wenig gezeichneten auch kontrastreiche Exemplare.

#### 5.2.2.1 *Jassargus alpinus neglectus* (THEN 1896)

Typusfundort: Dittersdorf (Mähren), Tschechoslowakei

Die Beschreibung erfolgt nach Exemplaren aus Jilemnice (Riesengebirge, Mähren, DLABOLA leg.).

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 11.1, B 11.1, C 11.1, F 11.1, G 11.1, H 11.1):

Subgenitalplatten am Innenrand etwa 1,4 mal so lang wie Sternit IX median lang, am distalen Ende + gerundet, so daß nur ein wenig ausgeprägter V-Ausschnitt zwischen beiden entsteht; Außenrand der distalen Hälfte konkav; Makrochäten (10-14) nicht streng uniseriat (Abb. A 11.1). Stylusapophyse scharf laterad gekrümmt; sie erreicht etwa die Mitte der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte; Innenrand unregelmäßig gezähnt, gerade bis flach konvex; Basis breit, distal verschmälert (Abb. A 11.1).

Aedeagussockel + parallelseitig mit lateralen Fortsätzen am Dorsalrand und kleinen Skleriten im Genitalphragma (Abb. B 11.1, C 11.1) Der Aedeagusschaft inseriert am Dorsalrand des Sockels, basal mit einer leichten Biegung nach dorsal, dann nach ventral; Schaft kürzer als der Sockel (Schaftlänge = sch; Sockellänge = s in Abb. C 11.1), im Querschnitt rund. Phallotrema wenig subapikal, dorsal; distale Seitenloben des Schaftes in Seitenansicht schmaler als der Schaft (Abb. B 11.1; C 11.1), so daß eine "Ecke" entsteht. Der Endteil des Schaftes ist nach WAGNER

(1958: 437) aber sehr variabel; diese Ecke kann fehlen. Pygoforseitenloben basal konkav, mit Ventraldorn auf halber Länge der Kante; dieser ist scharf einwärts dorsad gekrümmt; zwischen dem Ventral- und dem kräftigen Apikaldorn eine unregelmäßig krenelierte Kante (Abb. G 11.1, H 11.1). Die Seitenloben erreichen den Hinterrand des Analrohrs nicht (Abb. F 11.1). Dorsaler Pygoforausschnitt breit parabolisch; Ausschnittsebene nicht sehr steil zur Körperlängsachse (weniger als  $45^{\circ}$ ) (Abb. F 11.1, G 11.1).

Analrohr groß, herz- bis urnenförmig, deutlich breiter als lang, größte Breite nahe der Mitte in der basalen Partie, dort mehr als das Doppelte der größten Mündungsweite. Zu den Seiten hin gleichmäßig abfallend (Abb. F 11.1, G 11.1). Im Mündungsbereich mit feiner Zähnelung.

Die Aedeagi der Exemplare aus schwedisch Lappland (Lulea, Prov. Norbott; OSSIANNILSSON leg. Abb. C 11.1a, und Tornio, Prov. Norbott; nach LINNAVUORI 1969:187, Abb. 127b; vgl. Abb. C 11.1b) liegen in der Variationsbreite der Population aus Mähren.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 11.1, L 11.1, M 11.1, N 11.1, P 11.1, Q 11.1):

Genitalkomplex etwas mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:3,3, zur Breite wie 1:1,7 (Abb. L 11.1, M 11.1). Sternit VII wie bei flori (Abb. K 11.1). Mediane Loben der Ovipositorbasis überragen die Insertionsstelle der Vf VIII im medianen Bereich weit V-förmig ausgeschnitten, auch hier allseits fest chitinisiert; der Ausschnitt ist an der breitesten Stelle etwa doppelt so breit wie lang. Die lateralen Loben bilden eine runde Schulter; die Oberfläche ist kräftig skulpturiert, im cephalen Bereich gezähgelt (Abb. N 11.1, P 11.1).

Vf VIII nur an der cephalen Ventralkante mit Zähnelung versehen; über der dorso-kaudalen Schulter oft mit stärker chitinisierten Flecken in der Intersegmentalhaut (Abb. P 11.1). Der Bka entspringt der Verbindung der beiden Vf VIII dorsal über dem V-Ausschnitt der Ovipositorbasis. Aus der Verbindung (Abb. Q 11.1, R 11.5) zieht vom Ventralrand ein breites Chitin-

band zungenförmig ventrad, schlägt auf der ganzen Breite um und bildet eine Falte, um dann wieder, sich verjüngend, kaudo-dorsad in das Dach des Genitalraumes zu ziehen (Abb. P 11.1, Q 11.1); distal kann eine kleine, löffelförmige Erweiterung auftreten. Die Fläche des Bandes ist glatt und median leicht eingesenkt, seine Seitenpartien nehmen an der Basis die Verbindung zu den medianen Loben des Ovipositors auf. Ventral unterhalb dieser Verbindung befindet sich jederseits eine schmale Tasche mit verstärktem Endabschnitt auf der dorsal gelegenen Innenseite der medianen Loben.

Der Genitalraum ist  $\pm$  schlauchförmig und zieht etwa von der Hälfte des V-Ausschnitts zwischen den G VIII steil dorsad; basal befinden sich die dickwandigen Taschen, in die auch Chitinflächen vom Innenrand der medianen Loben ziehen (vgl. Abb. N 11.1a, Q 11.4).

Wie bei der männlichen Genitalarmatur liegen auch die ♀♀ aus schwedisch Lappland (vgl. oben) innerhalb der Variationsbreite der Population aus Mähren (Abb. N 11.1a).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; bei künstlicher Manipulation ergibt sich folgende Möglichkeit: die großen Ventraldornen des männlichen Pygofors können nur in die Taschen jederseits des Bka im V-Ausschnitt der G VIII eingeführt werden (vgl. Pfeile in Abb. R 11.5). Gelegentlich in diesen Bereichen beobachtete Chitinverstärkungen lassen sich damit zwanglos als Wundreaktionen interpretieren. Durch die sehr steil dorsad gerichteten Ventraldornen wird eine spitzwinklige Stellung der beiden Genitalkomplexe nötig, dabei kommt die Greifkante des männlichen Pygoforendteils dorsal über der cephalen, zähnenbewehrten Schulter der Vf VIII zu liegen. Die fleckigen Chitinisierungen in der Intersegmentalhaut dieses Bereichs dürfte man dann ebenfalls als Wundreaktionen auf leichte "Verletzungen" durch die Apikaldornen zurückführen. In dieser Stellung ragt der ventrad gekrümmte Aedeagusschaft tief in den Genitalraum.

#### 5.2.2.2 *Jassargus alpinus alpinus* (THEN 1896)

Die Nominalart des Taxons wurde von THEN 1896 aus den Nord-ost-Alpen beschrieben (Tweng/Salzburg, Raibl/Kärnten, Austria); WAGNER rechnet auch die im Harz vorkommenden Populationen zu dieser Form, die er von *neglectus* nach der größeren Länge (absolut gemessen) des Aedeagusschaftes unterscheidet. Vom Verfasser wurden Populationen aus den Ost-Alpen (Lungau: Katschberg-Paß, Niedere Tauern, Austria) aus der Rhön und dem Harz untersucht.

##### Genitalstruktur des ♂ (Abb. C 11.2):

Von *neglectus* nur durch den Aedeagusbau zu unterscheiden: Schaft in Seitenansicht so lang wie der Sockel (zur Messung vgl. S. 57), rund, leicht ventrad gekrümmt; Seitenloben des Distalteils + gleichmäßig gerundet und ein wenig erweitert (Abb. 11.2a). Die Rhön- (Abb. C 11.2b) und Harzpopulationen (Abb. c 11.2c) entsprechen in den Proportionen der Alpenpopulation, zeigen aber am Sockel in der basalen Hälfte eine deutliche, mediane Ausbuchtung.

##### Genitalstruktur des ♀ (Abb. N 11.2):

In Proportionen und Gestalt von *neglectus* nicht zu unterscheiden; auch die Proportionen des V-Ausschnitts an der Ovipositorbasis sind gleich, wenn auch die Form des Ausschnitts und der Basalklappe etwas variabel sind (Ost-Alpen: Abb. N 11.2a; Rhön: Abb. N 11.2b).

##### Kopulationsendphase:

wie bei *neglectus*.

#### 5.2.2.3 *Jassargus alpinus alemannicus* W. WAGNER 1958

Typusfundort: nach WAGNER südlicher Schwarzwald (Großer Belchen)

Geographische Verbreitung: im Schwarzwald, Allgäu und Nordtirol.

Untersucht wurden Populationen aus dem Südschwarzwald (topotypisches Material vom Großen Belchen) und Nordtirol (Lech-

thaler Alpen. WAGNER unterschied auch hier nach der (absoluten) Länge des Aedeagusschaftes, der bei *alemannicus* größer als bei den vorher genannten sein soll.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. B 11.3, C 11.3, F 11.3, H 11.3):  
Nach Struktur und Proportionen sind Subgenitalplatten, Pygofer und Analrohr nicht von den anderen zu unterscheiden (Abb. B 11.3, C 11.3), lediglich die absolute Größe ist vermehrt, wobei auch hier eine gewisse Variabilität zu verzeichnen ist. Der Aedeagus zeigt im Sockelbau median in der basalen Hälfte eine starke ventrad gerichtete Wölbung, die Fortsätze an den Dorsalecken des Sockels sind weiter nach außen gezogen als bei *neglectus* und *alpinus* (vgl. Abb. B 11.3a,b mit B 11.1; C 11.3 mit C 11.1 und C 11.2a,b,c). Der Aedeagusschaft ist so lang wie der Sockel, die Krümmung aber größer als bei *alpinus* (der Winkel zwischen Schaft und Sockel bei *alpinus*  $135^{\circ}$  -  $140^{\circ}$ , bei *alemannicus*  $120^{\circ}$  -  $125^{\circ}$ ).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 11.3, N 11.3, P 11.3):  
In den Proportionen des Genitalkomplexes nur Unterschiede im Verhältnis von Ovipositorbasis zu G 1 IX: *alemannicus* 1:2,5; *neglectus* 1:3,3. Morphologische Unterschiede zeigt auch der V-Ausschnitt der Ovipositorbasis bei den ♀♀ vom Großen Belchen (nicht bei der Population aus den Lechthaler Alpen): die Länge des Ausschnitts beträgt etwa 3/4 der maximalen Breite (bei *neglectus* 1/2). - Bka und Genitalraum wie bei *neglectus*.

Kopulationsendphase:  
wie bei *neglectus*.

5.2.2.4 *Jassargus alpinus cebennicus* RIBAUT 1952

Typusfundort: Tence, Cevennen, Dptmt. Lozère, Frankreich;  
nach WAGNER verbreitet in den Cevennen und im französischen Zentralplateau.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 11.4, B 11.4, C 11.4, F 11.4, G 11.4, H 11.4):

Genitalkomplex absolut am größten von allen Formen; Subgenital-

platten am Innenrand etwa 1,7 mal so lang wie Sternit IX median lang (vgl. bei neglectus und alpinus 1,4; bei alemannicus 1,5). Außenrand + glatt, nicht subapikal konkav, am Ende + gleichmäßig gerundet (Abb. A 11.4), Makrochäten (9-13) locker zweireihig. Stylusapophyse wie bei neglectus (Abb. A 11.4).

Aedeagus mit langem Schaft, etwa 1,5 mal so lang wie der Sockel; scharf ventrad gekrümmt (Winkel zwischen Schaft und Sockel etwa  $100^{\circ}$ ); Phallotrema dorsal über die distale Hälfte erstreckt; distale Seitenloben des Schaftes am Außenrand fein gezähnt (manchmal nur schwach ausgeprägt (Abb. C 11.4)). Laterale Fortsätze am Dorsalrand des Sockels weit ausgezogen (jederseits etwa  $\frac{2}{3}$  der Sockelbreite; vgl. alemannicus etwa  $\frac{1}{2}$  Sockelbreite); Sockelbasis in der basalen Hälfte stark halbkugelförmig aufgewölbt (Abb. B 11.4, C 11.4).

Pygofor und Analrohr wie bei neglectus (Abb. F 11.4, G 11.4, H 11.4); leichte Unterschiede aber in den Proportionen: Basis des Analrohrs zur Breite des Pygofors bei cebennicus etwa wie 1:2, bei alemannicus, alpinus und neglectus wie 1:2,5.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. N 11.4 und 11.4a, Q 11.4, R 11.4):  
Genitalkomplex nach Struktur und Proportionen wie bei neglectus (doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,9, zur Breite wie 1:1,8), auch die Proportionen des V-Ausschnitts der Ovipositorbasis.

#### Kopulationsendphase:

wie bei neglectus.

#### 5.2.2.5 Jassargus alpinus carpaticus LOGVINENKO 1963

Typusfundort: Berg Goverla, Bezirk Rachov, NE-Karpaten, Ukraine, USSR.

Zur Untersuchung lag nur ein ♂ vor aus dem Gebiet des Typusfundortes.

Genitalarmatur des ♂ (Abb. B 11.5, C 11.5, F 11.5, G 11.5):  
Subgenitalplatten und Stylusapophyse in Struktur und Proportionen genau wie bei neglectus. Der Aedeagus unterscheidet sich nur in geringfügigen Details: die Schaftkrümmung ist schärfer (etwa  $90^{\circ}$ ) als bei neglectus (vgl. Abb. C 10.5 mit C 10.1); die lateralen Fortsätze des dorsalen Sockelrandes sind weiter dorsalwärts gebogen; die blasige Aufreibung der Schaftbasis und die dreieckigen Fortsätze an den Sockelseiten findet man auch bei neglectus (vgl. Abb. B 10.5 mit B 10.1).

Im Bau von Pygofor und Analrohr keine Unterschiede; lediglich in den Proportionen gewisse Differenzen: maximale Breite des Pygofors zur Basis des Analrohrs wie 1:3,5 (neglectus 1:2,5). Die Seitenloben laufen distal median stark zueinander, dadurch Pygofor distal schlank (Abb. F 10.5, G 10.5).

VILBASTE (1965) stellte die Identität von carpaticus mit neglectus fest, da die angegebenen Merkmale in ihrer Ausprägung innerhalb der Variationsbreite einer neglectus-Population lägen. Auch dem Verfasser scheint es allenfalls nach statistischer Absicherung der Merkmale noch möglich, carpaticus als Varietät von neglectus zu führen.

### 5.2.3 Jassargus Arrailus altaicus VILBASTE 1968

Die 1965 als Subspezies von *J. alpinus* beschriebene Form (aus dem NE-Altai, Ust-Kansk, Korgongebirge, USSR) die VILBASTE 1968 als Spezies führt, ist neglectus sehr ähnlich und wird nur durch den kürzeren Aedeagus und die stumpfer gerundete und weniger deutlich gezähnelte Stylusapophyse davon unterschieden (vgl. Abb. A 12, B 12, C 12 - nach VILBASTE 1965, Abb. 49; maßstabsgetreu vergrößert - mit Abb. A 11.1, B 11.1, C 11.1). Die Unterschiede sind nur sehr gering, allein metrischer Art. Keine Angaben über die ♀♀. Angesichts der Variationsbreite der Merkmale von neglectus (vgl. die Form aus Lappland (Abb. C 11.1a), aus den Karpaten (Abb. B 11.5, C 11.5) mit der Form aus dem Altai) können gewisse Bedenken über die Berechtigung des Speziesranges von altaicus geäußert werden, zumal die Form im gleichen Un-

tersuchungsgebiet neben neglectus vorkommt. Material lag nicht vor; weitere Untersuchungen bleiben abzuwarten.

5.2.4 Jassargus Arrailus bobbicola REMANE & SCHULZ in litt.

Typusfundort: Rifugium Castelli, Bergamasker Alpen, Lombardia, Italien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 8

Färbung und Zeichnung: äußerst variabel, sehr ähnlich J. flori, von J. alpinus nicht zu unterscheiden.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 13, B 13, C 13, F 13, G 13, H 13):

Genitalsegment massig, distal stark depress. Subgenitalplatten am Innenrand etwa 1,5 mal so lang wie Sternit IX median lang, am Ende gleichmäßig gerundet, Außenrand basal leicht konvex, distal leicht konkav verschmälert. Makrochäten (13-15) unregelmäßig versetzt, zweireihig (Abb. A 13).

Stylus kurz, nicht über die basale Hälfte der Subgenitalplatte hinausragend, mit breiter Apophysenbasis und scharf laterad gekrümmtem Distalteil, dessen Oberkante gezähnt ist; nicht konkav, eher leicht konvex (Abb. A 13). Aedeagus mit breitem Sockel (Abb. B 13), in der Mitte stark ventrad gewölbt (Abb. C 13). Von den dorsalen Ecken reichen  $\pm$  große, kaudal gerichtete Sklerotisierungen in das Genitalphragma (Abb. B 13, C 13). Ventral vor dem am Dorsalrand des Sockels inserierenden Schaft befindet sich ein vor dem Ende gegabelter Fortsatz (Abb. B 13), dessen Gabeläste latero-ventrad gekrümmt sind (Abb. C 13). Der Schaft ist schlank, kompreß, zur Spitze hin verschmälert, nahe der Basis erst stark dorsad, im weiteren Verlauf dann fast halbkreisförmig ventrad gekrümmt (Abb. C 13); am Beginn der distalen Hälfte liegt auf der dorsalen Seite das rinnenartige Phallotrema, das sich bis zur zweigeteilten Spitze des Schaftes fortsetzt.

Pygofoam am Ventralrand deutlich ausgeschnitten (Abb. H 13), in der Mitte mit einem großen, weit einwärts, dorso-laterad gekrümmten, langen, spitzen Ventraldorn (Abb. G 13, H 13). Distal ist der Ventralrand zu einer stark krenelierten Greif-

kante umgebildet, die in einer + deutlichen Apikalecke endet (Abb. H 13). Dorsaler Pygoforausschnitt (Abb. F 13) rund, flach, etwa 1/4-kreisförmig; Ausschnittebene nicht sehr steil zur Körperlängsachse gestellt (Abb. G 13).

Analrohr groß, flach, urnenförmig, mit breiter Basis; an der Stelle größter Breite etwa 2,5 mal so breit wie die Breite der Mündung; distal der Mitte zur Mündung hin stärker verschmälert; zu den Seiten hin gleichmäßig abfallend. Im Mündungsbereich ventral und lateral granuliert, dorsal nur entlang der Mündung (Abb. F 13, G 13).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 13, L 13, M 13, N 13, P 13, Q 13, R 13):

Genitalkomplex (Abb. L 13, M 13) nicht ganz doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:2,8, zur Breite wie 1:1,8; Sternit VII wie bei *alpinus* und *flori* (Abb. K 13). **Mediane** Loben der Ovipositorbasis seitlich wenig cephalad vorgezogen (Abb. N 13), median deutlich V-förmig ausgeschnitten; Oberfläche kräftig skulpturiert, im cephalen Bereich geht die Granulierung in eine feine Zähnelung über. Die Vf VIII sind im cephalen Bereich ebenfalls granuliert, dorsal über der Ovipositorbasis wie bei *J. alpinus* verwachsen (Abb. N 13, P 13, Q 13, R 13).

Der Bka gleicht im Bauplan dem von *J. alpinus*; er unterscheidet sich aber durch eine kaudad gerichtete Tasche, die von den verwachsenen Vf VIII gebildet wird (Abb. Q 13, R 13). Der cephale Ventralrand der Tasche, die kräftig chitinisiert ist, biegt nach ventral um und bildet eine stark gewölbte Klappe, die bei Aufsicht cephalo-kaudad einen U-förmigen Spalt in der Mitte bildet (Abb. R 13). Die Loben jederseits des Spaltes nehmen lateral die Verbindung zu den medianen Loben des Ovipositors auf. Von dem Spalt zieht ein langes, zungenförmiges Chitinband in das Dorsaldach des + schlauchförmigen Genitalraums (Abb. P 13, Q 13), wie bei *J. alpinus*. Ventral unterhalb der lateralen Verbindung des Bka mit den medianen Loben der Ovipositorbasis befindet sich jederseits eine schmale Tasche mit verstärktem Endabschnitt auf der dorsal gelegenen Innenseite der Gonapophysen; vgl. dazu auch *J. alpinus neglectus*,

S. 58 und Abb. N 11.4a; Genitalraum wie bei *alpinus*.

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei *J. alpinus*. Es läßt sich zeigen, daß die Tasche an der Basis des Bka den Sockelfortsatz vor der Schaftbasis des Aedeagus aufnehmen kann, wenn der Aedeagus in den weiblichen Genitalraum eingeführt wird. Auf diese Weise könnte eine bessere Verklammerung erreicht werden.

5.2.5 *Jassargus Arrailus baldensis* REMANE & SCHULZ in litt.

Die Variationsbreiten aller Maße und Relationen, sowie von Färbung und Zeichnung überschneiden sich mit denen von *alpinus* und *bobbicola*. Der Artstatus dieser Form ist nur provisorischer Natur. Eine Einbeziehung in die *alpinus*-Formenkette ist nach den bisher vorliegenden Exemplaren jedoch nicht zwingend, da der Bau des Aedeagus weit außerhalb des bekannten Variationsbereiches dieser Formenkette liegt. Typusfundort: Monte Baldo, östlich Lago di Garda, Veneto, Italien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 8

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 14, B 14, C 14, F 14, G 14, H 14):

Subgenitalplatten (Makrochäten 10-15) und Stylusapophyse (Abb. A 14), sowie Pygofer und Analrohr (Abb. F 14, G 14, H 14) nicht von denen von *alpinus* zu unterscheiden. Unterschiede liegen nur im Bau des Aedeagus, der in Größe und Gestalt stark an *alpinus cebennicus* erinnert; die Länge der lateralen Fortsätze am Dorsalrand des Sockels beträgt auch zwei Drittel der Breite des Sockels, der ebenfalls median (allerdings mehr in der distalen Hälfte) stark ventrad aufgewölbt ist. Der Schaft ist in Seitenansicht etwa 2 mal (bei *cebennicus* 1,5 mal) so lang wie der Sockel (zur Messung vgl. S. 57) und bildet mit diesem einen Winkel von  $95^{\circ}$  -  $100^{\circ}$ , ist also fast viertelkreisförmig gekrümmt (Abb. B 14, C 14). Zum distalen Ende hin verzüngt sich der Schaft, die distalen Seitenloben sind in Seitenansicht sehr schmal; Phallos-

trema dorsal über die distale Schafthälfte erstreckt (Abb. C 14).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 14, L 14, M 14, N 14, P 14):

Von *J. alpinus* nach Größe und Proportionen kaum zu unterscheiden: Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G 1 IX wie 1:2,3, zur Breite wie 1:1,5 (Abb. L 14, M 14). Sternit VII von gruppentypischem Bau (Abb. K 14).

Ovipositorbasis in Gestalt und Struktur des V-Ausschnittes und der Skulpturierung wie bei *J. alpinus neglectus*; Bka und Genitalraum von *J. alpinus* nicht zu unterscheiden (Abb. N 14, P 14).

Kopulationsendphase:

vermutlich wie bei *J. alpinus*.

### 5.3 Subgenus *Aurkius* RIBAUT

#### 5.3.1 *Jassargus Aurkius repletus* (FIEBER 1869)

= *Jassus Deltocephalus repletus* FIEBER 1869; = *Deltocephalus chohakusanus* MATSUMURA 1915 sec. VILBASTE 1969. Typusart des Subgenus *Aurkius* RIB.

Typusfundort: Süddeutschland sec. FIEBER 1869

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 9

Färbung und Zeichnung: lebhaft gezeichnet, obtusivalvis-Typ.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 15, B 15, C 15, F 15, G 15, H 15, J 15):

Subgenitalplatten relativ kurz, an der Innenkante nur 1,2 mal so lang wie Sternit IX median lang, Außenkante in der distalen Hälfte konkav, Distalteil nach innen abgeschrägt, so daß zwischen den Platten ein breiter V-Ausschnitt entsteht. Makrochäten (8-10)  $\pm$  uniseriat (Abb. A 15).

Stylusapophyse lang, laterad gekrümmt (die Spitze erreicht 2/3 der Außenkante der Subgenitalplatte). Innenrand konkav, gezähnt; Basis nicht sehr breit mit einer deutlich ausgeprägten lateralen Apophyse (Abb. A 15).

Aedeagus mit breit V-förmigem Sockel; von den dorsalen Ecken ziehen kleine Sklerite in das Genitalphragma (Abb. B 15). Der Schaft inseriert  $\pm$  median in der distalen Hälfte des Sockels, an der Basis  $\pm$  rund; fast rechtwinkelig an der Basis ventrad, distal dann dorsad gekrümmt. Die distale Hälfte ist dorsal durch die klaffenden Seitenloben breit löffelförmig erweitert; etwa in der Mitte dieser Partie jederseits am Rande ein kleiner, dreieckiger, waagrecht abstehender Flügel. Phallotrema ganz dorsal in der distalen Hälfte (Abb. B 15, C 15).

Pygoforventralrand basal weit konkav ausgeschnitten; distal dieses Ausschnitts mit einer deutlich vorgewölbten Schulter, die an der Innenseite granuliert ist (Abb. H 14). Ein kleiner kaudad, nicht einwärts gerichteter Ventralzahn liegt auf  $2/3$  der Länge des Ventralrandes (Abb. H 15). Die distalen Partien der Seitenloben sind groß, rund und löffelförmig erweitert (Abb. G 15), ohne einen Apikaldorn oder krenelierten Ventralrand; sie überragen das Analrohr. Dorsalausschnitt des Pygofors sehr tief, bis fast an den Hinterrand des Pygofors (Abb. F 15); Ausschnittsebene nicht sehr steil ( $45^{\circ}$ ) zur Körperlängsachse (Abb. G 15).

Analrohr lang, fast parallelseitig, an der breitesten Stelle etwa 1,5 mal so breit wie die Mündung; flach, gleichmäßig von der Mitte zu den Seiten hin abfallend (Abb. F 15, G 15, J 15). Im Mündungsbereich granuliert.

#### Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 15, L 15, M 15, N 15, P 15, Q 15):

Genitalkomplex wenig mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu G l IX wie 1:2,6, zur Breite wie 1:2,6 (Abb. L 15, M 15); Sternit VII ähnlich wie bei *distinguendus* (Abb. K 15).

Mediane Loben der Ovipositorbasis median cephalad vorgezogen, sie bilden einen klaffenden Spalt (Abb. N 15, P 15); die lateralen Loben bilden jederseits nur eine schwache Schulter aus (Abb. N 15); an den Flanken der medianen Loben eine unregelmäßige Anzahl von Querfurchen, Basis sonst granuliert (Abb. N 15). Die Vf VIII inserieren nahe der Medianen des Genitalkomplex und zeigen in Seitenansicht eine charakteristische

Auskehlung am cephalen Ventralrand (Abb. P 15). Die cephale Ventralpartie ist fein granuliert.

Der Bka ist häutig mit den Vf VIII verbunden und besteht aus einer Basalklappe, die mit der Körperlängsachse einen Winkel von etwa  $45^{\circ}$  bildet. Die Basalklappe hat die Gestalt eines an der Spitze abgerundeten Dreiecks; am Ventralrand biegt sie nach dorsal um und bildet zwei kleine Polster, zwischen denen eine Vertiefung in den Genitalraum führt (Abb. N 15, Q 15). Die mediane Vertiefung verbreitert sich kaudalwärts und zieht in das Dach des Genitalraumes, dessen Seitenwände auch von den Innenkanten der medianen Loben der G VIII versteift werden; Genitalraum kurz, sackförmig (Abb. Q 15).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; bei Manipulation unter dem Mikroskop lassen sich die löffelartig erweiterten Seitenloben des männlichen Pygofors über die Vf VIII des ♀ schieben und finden durch deren Wölbung genug Widerstand, der sie vor dem Abgleiten bewahrt; der Ventraldorn des männlichen Pygofors käme auf diese Weise vor die Basis der G VIII an der Furche zwischen medianen und lateralen Loben zu liegen. Ob die Subgenitalplatten und Styli des ♂ das Sternit VII des ♀ während der Kopulation im Zangengriff behalten wie bei *distinguendus* oder die Verklammerung nach der Einführung des Aedeagusschafes in den weiblichen Genitalraum (möglicherweise unter Verwendung von Klebsekret) hinreichend gesichert ist, kann nur an natürlichen Kopulationen geprüft werden.

#### 5.3.2 *Jassargus Aurkius refractus* LOGVINENKO 1965

Die Untersuchung des von LOGVINENKO 1965 als *J. refractus* beschriebenen Holotypus (Halbinsel Kercen, Krim, USSR) ergab, daß es sich bei diesem Exemplar ganz eindeutig um ein ♂ von *J. repletus* (FIEB.) handelt, bei dem der Distalteil des Aedeagus abgebrochen ist. Alle anderen Merkmale stimmen völlig mit *repletus* überein. *J. refractus* kann daher nicht länger als selbständige Art angesehen werden.

### 5.3.3 *Jassargus heptapotamicus* MITJAEV 1967

Die von MITJAEV 1967 aus dem Dzungarischen Ala-Tau (Turkestan, USSR) beschriebene Art meldet er 1971 auch aus Kasachstan. Nach den 1971 beigegebenen Abbildungen der männlichen Genitalarmatur ist auf eine sehr enge Verwandtschaft mit *J. repletus* zu schließen; Pygofor und Analrohr wie bei *repletus*, der einzige Unterschied liegt im Aedeagusbau, der bei sonst gleicher Struktur lediglich keine löffelartig verbreiterten Seitenloben am distalen Schaftende zeigt (Abb. B 16, C 16 - nach MITJAEV 1971, Tafel 66, Abb. 9, 10; maßstabsgetreu vergrößert). Keine Beschreibung der ♀♀. Material lag nicht vor, so daß keine Aussagen darüber möglich sind, wie die Merkmale in der Variationsbreite von *J. repletus* liegen.

### 5.4 Subgenus *Sayetus* RIBAUT

#### 5.4.1 *Jassargus Sayetus sursumflexus* (THEN 1901)

*Deltocephalus sursumflexus* THEN 1901. Typusart des Subgenus *Sayetus* RIB.

#### Typusfundort:

Selzthal, Steiermark, Austria.

#### geographische Verbreitung:

vgl. Karte Nr. 10

#### Färbung und Zeichnung:

sehr variabel; Grundfarbe blaß strohfarben, aber wechselnd, so daß auch grünlich-graue Exemplare auftreten; Ocellierung oft nur schwach ausgeprägt, manchmal fehlend; vgl. Abb. O.2.3.

#### Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 17, B 17, C 17, F 17, G 17, H 17, J 17):

Subgenitalplatten am Innenrand zweimal so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante subapikal konkav ausgeschnitten. Distales Ende ± gleichmäßig gerundet; Makrochäten (9-12) nicht streng uniseriat (Abb. A 17). Stylusapophyse mit breiter

Basis, distal kaudad gerichtet, weniger nach außen; sie erreicht etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte. Innenkante der Apophyse flach konkav, gezähnt (Abb. A 17). Aedeagus mit V-förmigem Sockel, von dessen dorsalen Ecken keine Sklerite in das Genitalphragma ziehen. Der Schaft inseriert am Ventralrand des Sockels und ist gekrümmt, so daß Sockel und Schaft in Seitenansicht ein U bilden; das distale Drittel ist leicht ventrad gekrümmt. Der Schaft ist kompreß; vor der Spitze, die dorsal einen schmalen Kiel trägt, befindet sich jederseits ein leicht geschweiffter Fortsatz, so daß das Bild einer Pfeil- oder Speerspitze entsteht. Das Phallotrema erstreckt sich ventral über das distale Drittel des Schaftes (Abb. B 17, C 17).

Pygofor am basalen Ventralrand leicht konkav ausgeschnitten. Der Ventraldorn liegt etwa auf  $\frac{2}{3}$  der Länge des Ventralrandes (Distanz Ventraldorn-Enddorn zu Ventraldorn-Ventralrandbasis wie 1:2,7), er ist spitz, fast senkrecht zur Längsachse nach innen, aber nur wenig einwärts dorsad gebogen (Abb. H 17, J 17). Zwischen Ventraldorn und Apikaldorn eine krenelierte Greifkante. Die Seitenloben überragen das Analrohr nicht. Dorsaler Pygoforausschnitt flach parabolisch; die Ausschnittsebene bildet mit der Körperachse einen Winkel von etwa  $60^{\circ}$  (Abb. F 17, G 17).

Analrohr mit breiter Basis, herzförmig, mit der größten Breite in der basalen Hälfte, dort zweimal so breit wie die Mündung. Besonders an der Basis fällt es von der Mittellinie steil zu den Seiten hin ab, diese dann mit einem flacheren Plateau (Abb. F 17, J 17). Lateral um die Mündung, besonders aber auf der Ventralseite mit spitzen Zähnchen besetzt.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 17, L 17, M 17, N 17, P 17, Q 17):  
Genitalkomplex wenig mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:1,2, zur Breite wie 1:1,2 (Abb. L 17, M 17). Sternit VII vom obtusivalvis-Typ, Mittellappen des Hinterrandes länger als die Seitenlappen (Abb. K 17). Mediane Loben der Ovipositorbasis weit cephalad vorgezogen,

in situ fast bis an den Hinterrand des Sternits VI, so daß dieser Teil fast 1/3 der gesamten Ovipositorbasis ausmacht. An den Innenkanten der medianen Loben ragt ein Vorsprung des rechten in eine entsprechende Vertiefung des linken Lobus (Abb. N 17). Möglicherweise hat diese Struktur eine Funktion bei der Eiablage, indem sie den Zusammenhalt der beiden G VIII während der Perforation des Eiablage-substrates sichert. An den Flanken der medianen Loben distal einige Quersfurchen. Die Loben formen cephalo-dorsal eine + runde Öffnung, die den Eingang in den Genitalraum darstellt (Abb. Q 17); die lateralen Loben bilden am Rande der Ovipositorbasis eine flache Schulter. Oberfläche der G VIII median basal mit einer kräftigen Granulation versehen. Die Vf VIII sind charakteristisch geformt durch eine cephalo-dorsale Schulter, die eine kaudad gerichtete Zähnelung trägt (Abb. P 16). Dorsal der Schulter liegen in der Intersegmentalhaut unregelmäßig geformte Chitinversteifungen (Abb. Q 17). Dorsal schließen die Vf VIII an den nicht immer deutlich ausgeprägten Bka an, der nur aus einem einfachen, in Größe und Form variablen Sklerit besteht, das unmittelbar hinter der Kopulationsöffnung liegt (Abb. Q 17). Der Genitalraum ist allseitig dickhäutig, zeigt aber keine einzelnen Skelettelemente. Er ist von relativ komplexem Bau: von dorsal gesehen verbreitert er sich von der Kopulationsöffnung aus flaschenförmig kaudad und trägt im distalen Drittel zwei latero-dorsad gerichtete flügelartige Ausbuchtungen. Von der Seite gesehen ist das Dorsaldach zwischen den Ausbuchtungen ventrad abgesenkt, bevor es eine diese Ausbuchtungen verbindende wallartige Erhebung bildet; von deren mittlerer Partie setzt sich der Genitaltrakt kopfwärts fort (Abb. Q 17, O.4.2).

#### Kopulationsendphase (Abb. O.5.3):

Die Subgenitalplatten des ♂ ragen nicht in die Intersegmentalhaut zwischen Sternit VII und VI; die Styli liegen auf der Innenseite der Subgenitalplatten. Die Ovipositorbasis ist weit abgeklappt und liegt über dem Hinterrand des Sternits VII.

Der Aedeagus ist durch die dorsale Kopulationsöffnung in den weiblichen Genitalraum eingeführt , wobei die verlängerte Partie der medianen Loben der G VIII genau in den Raum zwischen Aedeagusschaft und -sockel paßt. Die Schaftspitze liegt im distalen Ende des Genitalraums, wobei die Apikalfortsätze des Schaftes in die lateralen Ausbuchtungen des Genitalraums des ♀ hineinragen. ♂♂ mit einem oder zwei abgebrochenen Apikalfortsätzen zeigen an, daß das Lösen der Kopulation nicht ohne Komplikationen abläuft (vgl. auch unten bei *allobrogicus*).

Der Ventraldorn des männlichen Pygofors greift bei der Furche zwischen medianen und lateralen Loben hinter die Kante der Ovipositorbasis, der Apikaldorn liegt am Dorsalrand des weiblichen Vf VIII hinter der skulpturierten Schulter; die dort in der Intersegmentalhaut sich befindlichen chitinösen Verstärkungen können entweder als providentieller Schutz vor Verletzungen oder als sekundäre Wundreaktion aufgefaßt werden. Angesichts ihrer Größe und Ausdehnung wäre im zweiten Fall zu fragen, ob eine einmalige Begattung solche umfassende Reaktion hervorrufen kann; mehrfache Begattung wäre aber nicht auszuschließen. Über der skulpturierten Schulter des weiblichen Vf VIII wirkt die krenelierte Kante des männlichen Pygoforendteils als ein Schutz gegen das Abgleiten (man beachte die rückwärts gerichteten Zähnnchen und die antagonistisch nach vorn ziehende Greifkante der Seitenloben!). Sekret wie bei *distinguendus* und *obtusivalvis* wurde nicht beobachtet.

In diesem Endstadium hängt die weibliche Genitalarmatur am männlichen Kopulationsorgan wie an einem Angelhaken. Wie aber können die Zwischenphasen ausgesehen haben? Es wäre denkbar, daß anfangs die von Subgenitalplatte und Stylusapophyse des ♂ gebildete "Zange" das Sternit VII des ♀ ergreift und das ♂ danach sein Pygofor so gegen die Basis des Ovipositors drückt, daß die Ventraldornen (entlang der Furche zwischen medianen und lateralen Loben?) hinter den Rand der G VIII in der cephalen Partie zu

liegen kommen (vgl. endständige Position und Richtung der Ventraldornen). Durch einen Zug des Pygofors würde die Ovipositorbasis angehoben und die dorsal liegende Kopulationsöffnung freigelegt, die erst jetzt für den Aedeagus zugänglich ist. Ist dieser eingeführt, bedarf es keiner weiteren Haltemechanismen.

5.4.2 Jassargus Sayetus cordiger (RIBAUT 1936)  
= Deltocephalus cordiger RIB. 1936

Typusfundort:

Saint-Béat, Dptmt. Haute Garonne, Frankreich

geographische Verbreitung:

vgl. Karte Nr. 10

Färbung und Zeichnung:

vom sursumflexus-Typ; Grundfarbe dunkler, Ocellierung kräftiger.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 18, B 18, C 18, F 18, H 18):

Genitalkomplex groß, etwa 1,1 mm lang (sursumflexus um 1,0 mm); Subgenitalplatten an der Innenkante zwei mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante in den distalen zwei Drittel der Länge flach konkav, am distalen Ende gleichmäßig schmal gerundet; Makrochäten (8-10)  $\pm$  uniseriat (Abb. A 18). Stylusapophyse stark laterad gekrümmt; sie erreicht etwa die Mitte der Außenkante. Basis breit, aber mit einer leichten lateralen Apophyse; Oberkante der Apophyse gerade bis leicht konvex mit kräftiger Zähnelung (Abb. A 18). Aedeagus im Bauplan wie bei sursumflexus; Sockel aber stärker U-förmig; Schaft im distalen Drittel nicht ventrad, sondern leicht dorsad gerichtet; im basalen und distalen Drittel leicht kompreß, im mittleren Drittel leicht depreß (Abb. B 18, C 18). Apikalfortsätze des Schaftes stark geschweift, am Ende fast senkrecht zur Schaftachse; subapikal noch jederseits ein kleiner, dreieckiger, leicht dorsad gekrümmter Flügel. Phallotrema ventral über das distale Drittel des Schaftes erstreckt (Abb. B 18). Pygoforseitenloben wie bei sursumflexus: Verhältnis der

Distanz Ventraldorn-Enddorn zu Ventraldorn-Ventralrandbasis wie 1:3,4 (sursumflexus 1:2,7). Ventraldorn wie bei sursumflexus: wenig einwärts gebogen. Distalteil des Ventralrandes der Seitenloben sehr stark kreneliert bis unregelmäßig gesägt (Abb. H 18).

Dorsalausschnitt des Pygofors flach, Ausschnittsebene nicht sehr steil ( $60^{\circ}$ ). Analrohr schlank herzförmig, größte Breite (doppelt so breit wie die Mündung) im basalen Viertel; sonst wie bei sursumflexus; Mündungsbereich nur lateral granuliert (Abb. F 18).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 18, L 18, M 18, N 18, P 18, Q 18):

Genitalkomplex sehr lang, 1,6 mm (sursumflexus 1,3 mm), mehr als 2,5 mal so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:1,4, zur Breite wie 1:1,5 (Abb. L 18, M 18). Sternit VII wie bei sursumflexus (Abb. K 18).

Mediane Loben der Ovipositorbasis weit cephalad verlängert, in situ bis fast an den Vorderrand von Sternit VI; die lateralen Loben bilden nur eine schwach ausgeprägte Schulter. Die verlängerte Partie der medianen Loben ist seitlich dorsal abgeflacht, um dann steil zur Medianen hin abzufallen; ihre Flanken tragen eine variable Zahl von Querfurchen, die sich kaudalwärts auch über die lateralen Loben bis an den Rand der Ovipositorbasis erstrecken (Abb. N 18). Auf der Dorsalseite der verlängerten Partie der G VIII befindet sich die ovale Kopulationsöffnung; die bei sursumflexus beobachtete Verzahnung von rechter nach linker G VIII findet sich hier unmittelbar vor dem distalen Ende der medianen Loben; sie ist von außen oft nicht erkennbar (Abb. Q 18). Oberfläche der Ovipositorbasis nur im verlängerten Bereich der medianen Loben mit kräftigen Höckern, sonst glatt. Vf VIII mit einer kräftigen cephalo-dorsalen Schulter, diese nicht granuliert (Abb. P 18); der Dorsalrand der Vf VIII ist auf der cephalen Hälfte weit umgeschlagen (Abb. Q 18).

Bka nicht sehr deutlich entwickelt, nur ein kräftiger, dicker Wulst dorsal über der Kopulationsöffnung. In den

schlauchförmigen, in der Mitte seitlich leicht aufgetriebenen, dickhäutigen Genitalraum ziehen von den Innenkanten der medianen Loben Chitinflächen in dessen Seitenwände, wo sie eine unregelmäßige Anzahl nach außen gestellter Falten bilden; sie ähneln den Dehnungsfalten großer Rohrleitungen (Abb. Q 18).

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei *sursumflexus*.

5.4.3 *Jassargus Sayetus allobrogicus* (RIBAUT 1936a)

= *Deltocephalus allobrogicus* RIBAUT 1936a;

DLABOLA (1944) beschrieb einen *D. allobrogicus* var.

*kocourecki*, die sich durch Zahl und Form der Apikalfortsätze des Aedeagusschafes auszeichnet.

Typusfundort:

Saint-Laurent-du-Pont, Dptmt. Isère, Frankreich.

geographische Verbreitung:

vgl. Karte Nr. 11.

Färbung und Zeichnung:

vom *sursumflexus*-Typ, aber sehr variabel; neben wenig gezeichneten, kontrastarmen Tieren auch solche mit ausgehnter Braunfärbung in und über die Zellen hinaus, nur noch im Bereich der Queradern weiß (vgl. Abb. O.2.5).

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 19, B 19, C 19, F 19, G 19, J 19):

Genitalkomplex nach Größe und Struktur sehr ähnlich wie bei *sursumflexus*: absolute Länge um 1,0 mm; Subgenitalplatten an der Innenkante doppelt so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante in den distalen zwei Dritteln der Länge flach konkav, am Ende abgerundet. Makrochäten (10-13) nicht uniseriat (Abb. A 19).

Stylusapophyse mit breiter Basis, distal fast rechtwinklig laterad gerichtet, kaudad bis zur Mitte der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte; distale Oberkante grob, unregelmäßig gezähnt, schwach konkav (Abb. A 19).

Aedeagus mit  $\pm$  U-förmigem Sockel, von dessen dorsalen Ecken kleine Sklerite in das Genitalphragma ziehen. Der  $\pm$  runde Schaft inseriert am Ventralrand des Sockels und bildet in Seitenansicht mit diesem einen spitzen Winkel; die distale Hälfte ist noch stärker dorsad gekrümmt (Abb. B 19, C 19). Der Aedeagusschaft trägt subapikal jederseits einen lateralen, basal gekrümmten Fortsatz; diese Fortsätze sind sehr variabel in Größe und Krümmungsgrad, z. T. tragen sie zusätzliche, weitere Fortsätze subapikal am Schaft (vgl. variation kocourekii Abb. B 19 a, C 19 a) oder an den Apikalfortsätzen selbst (Abb. B 19 b, 19 c, 19 d). Auch der Distalteil des Schaftes selbst ist variabel (vgl. Abb. C 19; 19 a-d).

Diese große Variationsbreite des Aedeagusschaftes findet man innerhalb einer Population; ein Zusammenhang zwischen Schaftform und geographischer Verbreitung besteht nach den Untersuchungen des Verfassers nicht. Die von DLABOLA aus Modran (Mähren, CSSR) beschriebene *J. allobrogicus* var. *kocourekii* fand der Verfasser auch in Populationen aus dem Schwarzwald und dem Emsland, OSSIANNILSSON fand sie auch in Schweden Provinz Norbottn (pers. Mitteilung). Eine besondere Benennung erscheint daher überflüssig.

Pygofor im Bau wie bei *sursumflexus*, aber Ventraldorn weiter endständig (Distanz Ventraldorn - Apikaldorn zu Ventraldorn - Ventralrandbasis wie 1:5; bei *sursumflexus* 1:2,7), Greifkante am distalen Seitenrand nur wenig krene-liert, Seitenloben kürzer als der Hinterrand des Analrohrs (Abb. F 19). Dorsalausschnitt des Pygofors groß, rund; Ausschnittsebene nicht sehr steil, etwa  $50^{\circ}$  -  $60^{\circ}$  zur Längsachse (Abb. G 19).

Analrohr von gruppentypischem Bau, breit herzförmig; an der breitesten Stelle (in der basalen Hälfte) wenig mehr als doppelt so breit wie die Mündung. Lateral und ventral der

Mündung Oberfläche mit kleinen Zähnnchen bedeckt. (Abb. F 19, G 19). Von der Mittellinie zu den Seiten hin in der bei sursumflexus beschriebenen Weise abgesenkt (Abb. J. 19).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 19, L 19, M 19, N 19, P 19, Q 19):

Größe (um 1,3 mm) und Proportionen des Genitalkomplexes wie bei sursumflexus: etwa doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:1,2, zur Breite wie 1:1,2 (Abb. L 19, M 19). Sternit VII wie bei sursumflexus (Abb. K 19).

Mediane Loben der Ovipositorbasis cephalad verlängert, aber weniger verschmälert als bei sursumflexus; sie schließen nicht eng aneinander, sondern bilden einen schmalen Spalt, dessen Ränder kräftig chitiniert sind (Abb. N 19). An den Flanken der medianen Loben im cephalen Bereich eine variable Zahl von Querfurchen. Die lateralen Loben bilden am Rande der Ovipositorbasis eine scharfe Schulter; Oberfläche granuliert, im cephalen Bereich gezähnt (Abb. N 19; O.4.1.1).

Vf VIII mit einer cephalo-ventralen Schulter, die mit kaudad gerichteten Zähnnchen bedeckt ist (Abb. P 19). Über diesen Schultern dorsal in der Intersegmentalhaut liegen wie bei sursumflexus schildförmige Chitinverstärkungen (Abb. Q 19).

Der Bka besteht aus einer trapezförmigen Basalklappe dorsal über der cephalad verlängerten Partie der G VIII; er ist lateral mit den Vf VIII verwachsen, aber so, daß die Trennungsnähte noch sichtbar sind. Vom Ventralrand der Klappe zieht ein Chitinband in das Dach des Genitalraums (Abb. Q 19).

Der Genitalraum ist wie bei sursumflexus dickhäutig, kaudad erweitert mit zwei dorso-laterad gerichteten, flügelartigen Ausbuchtungen. Das Dorsaldach wird von dem Chitinband gebildet, das von der Basalklappe sich kaudad verbreiternd bis in die Ausbuchtungen einzieht; es ist in der

Medianen ventral abgelenkt und bildet einen "Kiel", der vom Dorsaldach in den Genitalraum reicht (Abb. Q 19).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; aber vermutlich wie bei *sursumflexus*. Ein Exemplar zeigte in einer der Ausbuchtungen des weiblichen Genitalraumes einen abgebrochenen Apikalfortsatz des Aedeagusschaftes, der offenbar beim Herausziehen des Aedeagus die Wand des Genitalraums durchbohrt hatte und steckengeblieben war. Viele Exemplare zeigen im weiblichen Genitalraum unregelmäßige Chitinverdickungen der Wände, die leicht als Wundreaktionen zu deuten sind. Nicht selten fehlen am Aedeagusschaft einer oder beide Apikalfortsätze. Ob derartig verstümmelte ♂♂ noch kopulationsfähig sind, kann zur Zeit nicht geklärt werden.

#### 5.4.4 *Jassargus Sayetus bavaricus* (RIBAUT 1936 a)

Die Berechtigung, die von RIBAUT 1936 a als *Deltocephalus bavaricus* beschriebene Form als eine selbständige Species anzusehen, wurde schon von DLABOLA (1944: 97) angezweifelt. Die nach zwei ♂♂ aus Fürth (Bayern) beschriebene Art taucht in den späteren Publikationen RIBAUT's (z. B. 1946, 1952) nicht mehr auf, wird aber noch bei NAST 1972 als eigene Art geführt.

Die Untersuchungen des Verfassers über die Variabilität des Aedeagusschaftes innerhalb einer Population erbrachten, daß die für *bavaricus* beschriebene Gestalt des Aedeagusschaftes innerhalb dieser Variationsbreite liegt (vgl. Abb. B 19 a-d; Abb. B 19 d entspricht der von RIBAUT 1936: Abb. 16 für *bavaricus*). Es erscheint daher angebracht, den Artnamen *Jassargus bavaricus* (RIB.) zugunsten von *J. allobrogicus* (RIB.) aufzugeben.

#### 5.4.5 *Jassargus Sayetus hispanicus* REMANE & SCHULZ in litt.

#### Typusfundort:

Col de Faidella, östlich Boixols, Prov. Huesca, Spanien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 10

Färbung und Zeichnung: von *allobrogicus* nicht zu unterscheiden.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 20, B 20, C 20, F 20, G 20, H 20, J 20):

Genitalsegment ähnlich wie bei *allobrogicus* (um 1,0 mm lang), distal depress, schlank. Subgenitalplatten an der Innenkante 1,7 mal so lang wie Sternit IX median lang (*allobrogicus* 2 mal so lang); distale Hälfte der Außenkante flach konkav, am Ende schmal gerundet; Makrochäten (13-15) locker zweireihig (Abb. A 20).

Stylusapophyse mit breiter Basis, distal stark verschmälert und kaudad, wenig laterad gerichtet; wenig länger als die basale Hälfte der Außenkante der Subgenitalplatte; am Innenrand leicht konkav und grob gezähnelt (Abb. A 20).

Aedeagus mit V-förmigem Sockel; von den dorsalen Ecken ziehen kleine Sklerite in das Genitalphragma (Abb. B 20).

Der Schaft inseriert am Ventralrand des Sockels, ist stark kompreß und trägt auf der Dorsalseite über die ganze Länge einen Kiel, der den Raum zwischen Schaft und Sockel überbrückt. Der Schaft ist dadurch starr und wenig elastisch (Abb. C 20). Subapikal trägt der Schaft jederseits einen schmalen langen (fast 1/3 der Schaftlänge), distal leicht dorsad gekrümmten Apikalfortsatz. Das Phallotrema erstreckt sich ventral über die ganze distale Schafthälfte. Pygofor-ventralrand an der Basis nur wenig konkav ausgeschnitten; Distanz Ventraldorn-Apikaldorn zu Ventraldorn-Ventralrandbasis wie 1:3; zwischen Ventral- und Apikaldorn unregelmäßig gesägte Greifkante (Abb. H 20). Ventraldorn fast senkrecht zur Längsachse nach innen (Abb. H 20), wenig einwärts dorsad gekrümmt (Abb. J 20). Die Seitenloben reichen bis an den Hinterrand des Analrohrs. Dorsalauschnitt des Pygofors flach bis halbkreisförmig (Abb. F 20); Ausschnittsebene nicht sehr steil ( $60^{\circ}$ ) zur Längsachse (Abb. G 20).

Analrohr groß, breit herzförmig, größte Breite (doppelt so

breit wie die Mündung) in der basalen Hälfte; deutlich abgeflacht (Abb. J 20); im Mündungsbereich ventral und lateral Oberfläche granuliert (Abb. F 20, G 20).

Genitalstruktur des Q (Abb. K 20, L 20, M 20, N 20, P 20, Q 20):

Genitalkomplex in Größe (um 1,3 mm) und Proportionen ähnlich wie *allobrogicus*: etwa doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2, zur Breite wie 1:1,7 (Abb. L 20, M 20); Basisbereich also kurz und gedrungen im Vergleich zu *allobrogicus*. Sternit VII wie bei *sursumflexus*, aber Mittellappen schmaler und tiefer U-förmig am Hinterrand ausgeschnitten (Abb. K 20).

Mediane Loben der Ovipositorbasis cephalad vorgezogen, aber weniger als bei *allobrogicus*; sie lassen einen Spalt zwischen sich frei und tragen an den Flanken besonders in der cephalen Partie, schwächer auch im kaudalen Bereich, über die ganze Fläche eine variable Anzahl von Querrfurchen. Die lateralen Loben bilden am Außenrand der Ovipositorbasis eine deutliche Schulter. Oberfläche granuliert (Abb. N 20). Die Vf VIII sind im cephalen Viertel skulpturiert, am Dorsalrand leicht ventrad umgeschlagen (Abb. P 20, Q 20).

Der Bka ist wie bei *sursumflexus* und *allobrogicus* seitlich mit den Vf VIII verwachsen. Er besteht aus einer einfachen, gebogenen Chitinklappe, deren Dorsalrand sich nur wenig in die Intersegmentalhaut zum Sternit VII fortsetzt; am Ventralrand schlägt sie um und zieht, sich verbreiternd in das Dach des Genitalraumes (Abb. Q 20).

Der Genitalraum ist sehr groß, kaudad flaschenförmig erweitert und im Dorsaldach fleckig chitinisiert. Die Seitenwände tragen sklerotisierte Falten, die von den einziehenden Innenseiten der medianen Loben der G VIII gebildet werden (Abb. Q 20; vgl. auch *cordiger* Abb. Q 18).

Kopulationsendphase: vermutlich wie bei *sursumflexus*.

5.4.6 *Jassargus Sayetus caucasicus* LOGVINENKO 1966

Typusfundort: Tal des Flusses Urušten, NW-Kaukasus.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 11

Färbung und Zeichnung: von *allobrogicus* nicht zu unterscheiden.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 21, B 21, C 21, F 21, G 21, H 21, J 21);

Genitalkomplex um 0,9 mm lang; Subgenitalplatte an der Innenkante etwa zweimal so lang wie Sternit IX median lang; in der distalen Hälfte außen verschmälert, so daß Innen- und Außenkante fast parallel zueinander stehen; am Ende schmal gerundet. Makrochäten (9) nicht streng uniseriat (Abb. A 21).

Stylusapophyse distal der Basis verschmälert, fast im rechten Winkel laterad gerichtet und sehr schlank; Oberkante gerade, gezähneft; an der Gelenkung mit der Subgenitalplatte eine merkliche laterale Apophyse; 3 ventrad gekrümmte Borsten an der Innenseite der Apophyse in Höhe der Biegung (Abb. A 21).

Aedeagussockel + U-förmig; von den dorsalen Ecken weit zur Medianen ziehende Sklerite im Genitalphragma, die sich fast berühren (Abb. B 21). Schaft stark depreß, an der ventralen Sockelbasis inseriert; in Seitenansicht bildet der Schaft mit dem Sockel einen spitzen Winkel, distale Hälfte stärker dorsad gekrümmt (Abb. C 21). Apikal am Schaft jederseits ein bogenförmig gekrümmter, basal gebogener Fortsatz, etwa so lang wie 1/3 des Schaftes. Die von LOGVINENKO dargestellte Krenelierung der distalen Außenkante der Fortsätze wurden am untersuchten Exemplar nicht festgestellt; ebenso fehlt ein kleiner, dorsad weisender apikaler Zapfen an der Schaftspitze (Abb. B 21, C 21). Phallotrema auf der Ventralseite über die distale Schafthälfte erstreckt. Pygofor am Ventralrand basal nur ganz flach konkav; Ventraldorn nur ganz schwach entwickelt, sehr kurz, rund, wenig verstärkt; Distanz Ventraldorn - Ende des Seitenlobus zu Ventraldorn - Ventralrandbasis etwa wie 1:3; distal des Ventraldorns zur Spitze hin Ventralrand unregelmäßig, rund kreneliert (Abb. H 21). Seitenloben am Ende ohne Apikaldorn, wenig länger als das Analrohr. Dorsalausschnitt des Pygofors tief, parabolisch

(Abb. F 21), Ausschnittsebene nicht steil (weniger als 45°) zur Längsachse (Abb. G 21).

Analrohr breit herzförmig, ähnlich wie bei *allobrogicus*, aber abgeflacht wie bei *hispanicus* (Abb. J 21); maximale Breite (doppelt so breit wie die Mündung) im basalen Viertel (Abb. F 21); lateral und ventral der Mündung Oberfläche mit spitzen Zähnchen besetzt (Abb. H 21).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 21, L 21, M 21, N 21, P 21, Q 21):

Genitalkomplex wenig mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,5, zur Breite wie 1:1,6 (Abb. L 21, M 21); Sternit VII wie bei *sursumflexus*, Hinterrand des Mittellappens nur flach konkav (Abb. K 21).

Mediane Loben des Ovipositors nur wenig cephalad verlängert; sie schließen median nicht aneinander, sondern lassen einen U-förmigen Spalt frei; die lateralen Loben bilden eine runde Schulter am Rand des Ovipositors; Oberfläche granuliert (Abb. N 21). Vf VIII im cephalen Drittel granuliert, median dorsal über der Kopulationsöffnung mit dem Bka verwachsen und am Dorsalrand in der cephalen Hälfte ventrad umgeschlagen (Abb. P 21, Q 21).

Der Bka überragt die medianen Loben nicht; er besteht aus einer + breiten, trapezförmigen Klappe, die am Ventralrand umschlägt und in den Genitalraum führt. Dieser vom *sursumflexus*-Typ, dickwandig und kaudad mit runden, nur wenig dorsad gerichteten Ausbuchtungen. Von der Kopulationsöffnung bis zur Mitte der Ausbuchtungen dorsad gewölbt, senkt sich das Dorsaldach kaudad dahinter wieder ventrad und geht am Ende in einer scharfen Kurve dorso-cephalad in den anschließenden, dünnhäutigen Abschnitt des Genitaltraktes über. In Seitenansicht ist der Genitalraum also flach sinusartig geschwungen (Abb. P 21).

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich ähnlich wie bei *sursumflexus*; auch durch Manipulation unter dem Mikroskop konnte der Ansatzpunkt und die Funktion der Ventraldornen des

männlichen Pygofors nicht ermittelt werden. Der weibliche Genitalraum vermag in den Seitenausbuchtungen die Apikalfortsätze des Aedeagusschaftes ohne Komplikationen aufzunehmen.

#### 5.5 Arten von bisher ungeklärter subgenerischer Stellung:

##### 5.5.1 *Jassargus bisubulatus* (THEN 1896)

= *Deltocephalus bisubulatus* THEN 1896; = *Lausulus bisubulatus* (RIB. 1946).

Typusfundort: Levico, südöstlich Trient, Süd-Tirol, Italien

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 7

Färbung und Zeichnung: vom flori-Typ

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 22, B 22, C 22, D 22, F 22, H 22):

Subgenitalplatte am Innenrand 1,5 mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante + glatt; am Ende schmal gerundet. Makrochäten (8-10) nicht streng uniseriat (Abb. A 22). Stylusapophyse kurz, mit breiter Basis, distal fast rechtwinkelig laterad gerichtet; das distale Ende erreicht nicht ganz die Mitte der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte; Oberkante der Apophyse gerade bis flach konkav, gezähnt (Abb. A 22).

Aedeagus mit + parallelseitigem Sockel, an dessen Dorsalecken kräftig gewölbte laterale Fortsätze (Abb. B 22, C 22); von diesen ziehen Sklerite zur Medianen hin in das Genitalphragma (Abb. D 22). Der Schaft inseriert an der Dorsalkante des Sockels, oft kürzer als der Sockel und gerade, parallel zum Sockel kaudad gerichtet; Phallotrema ganz auf der Dorsalseite über die ganze Schaftlänge erstreckt (Abb. C 22, D 22). Jederseits des Schaftes erhebt sich ein in Seitenansicht breiter, säbelförmig geschwungener Sockelfortsatz (Abb. C 22), dessen Spitzen ventrad gekrümmt sind. Die Sockelfortsätze werden durch eine "Wand" auf der Ventralseite untereinander verbunden; an ihrer Oberkante jederseits der Mitte ein runder Einschnitt. Ventral

vor der "Wand" auf dem Sockel ein kurzer, stumpfer Fortsatz (Abb. B 22, C 22).

Pygofor am basalen Ventralrand leicht konkav; etwa auf der Mitte der Länge des Ventralrandes je ein gerader, kaudad, nicht einwärts gekrümmter Ventraldorn, der fast bis an das Ende des Seitenlobus reicht (Abb. H 22); er ist im basalen Drittel hohl. Seitenloben am Ende gerundet, distal des Ventraldornsglatt, nicht oder nur wenig länger als der Hinterrand des Analrohrs. Außen in der distalen Partie granuliert (Abb. F 22, H 22). Dorsalausschnitt des Pygofors breit parabolisch. Ausschnittsebene nicht sehr steil, etwa  $50^{\circ}$  mit der Längsachse.

Analrohr breit urnenförmig, wie bei flori; die basalen zwei Drittel der Länge  $\pm$  gleichbleibend breit (etwa 2,5 mal so breit wie die Mündung), dann zur Mündung stark verjüngt. Im Mündungsbereich granuliert (Abb. F 22).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 22, L 22, M 22, N 22, P 22, R 22):

Genitalkomplex etwa doppelt so breit wie lang, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:3, zur Breite wie 1:2 (Abb. L 22, M 22). Sternit VII wie bei flori; oft fehlen die seitlichen Einschnitte (Abb. K 22).

Mediane Loben der Ovipositorbasis weit kaudad zurückgezogen, sodaß in der Höhe der Insertion der Vf VIII zwischen den Schultern der lateralen Loben ein  $\pm$  rechteckiger Ausschnitt entsteht (Abb. N 22). In der Mittellinie zwischen den medianen Loben noch ein kleiner, V-förmiger Ausschnitt. Kaudal dahinter sind die Innenkanten der G VIII kräftig verfalzt. Zwischen den medianen und lateralen Loben ist eine tiefe Rinne ausgebildet, die sich zum Rand des Ovipositors hin vertieft. Die medianen Loben sind auch an den Rändern des medianen Ausschnitts kräftig chitinisiert; die Oberfläche nur im Basisbereich granuliert (Abb. N 22). Vf VIII im cephalen Drittel granuliert (Abb. P 22) und dorsal über der Ovipositorbasis fest mit dem Bka verwachsen (Abb. R 21).

Der Bka ist sehr kompliziert gebaut; er erfüllt den gesamten Ausschnitt der Ovipositorbasis. Von ventral gesehen besteht er aus einem gut chitinierten, bohnenförmigen "Kissen", das dorsal seitlich mit den Vf VIII fest verwachsen ist und am Ventralrand breit dorsal umschlägt; an den Seiten trägt es je einen latero-kaudad über die Ovipositorbasis ziehenden, schräg gestellten flügelartigen Fortsatz (Abb. N 22, R 22). Der mediane Teil dieses "Kissens" ist dorsad eingesenkt, der kaudal gelegene Innenrand leicht verstärkt. Von der ganzen Breite dieses Randes und den Innenkanten der medianen G VIII-Loben wölbt sich eine Membran dorsad und bildet im medianen V-Ausschnitt der Loben einen wulstigen Knoten. Vor diesem Knoten wölbt sich zwischen dem Bka und dem Ovipositorrand ein  $\pm$  halbkugelförmiger Raum (Abb. P 22). Kaudal hinter dem Knoten liegt die Kopulationsöffnung auf der Fläche der Ovipositorbasis; die Seitenwände des Genitalraumes werden von den Innenseiten der medianen Loben gebildet und zeigen ventral einige seitliche Falten, wie sie auch bei *cor-diger* und *hispanicus* zu finden sind (Abb. P 22).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; künstlich lassen sich die langen Ventraldornen des männlichen Pygofors am besten einführen seitlich der Basis des Bka unter die flügelartigen Fortsätze in die tiefe Rinne zwischen den Loben der Ovipositorbasis. Eine andere Position ist nur mit "sanfter Gewalt" zu erreichen: wenn man die Ventraldornen seitlich an den Dorsalrand der Vf VIII anliegen läßt, liegt zwar der Pygofor des ♂ über dem Genitalkomplex des ♀, aber nur unter "unnatürlich" anmutenden Verbiegungen des männlichen Pygofors und ist daher wenig wahrscheinlich. Im einen wie im anderen Fall umgreifen die Endteile der Pygoforseitenloben die gewölbten kaudalen Partien der Vf VIII des ♀. Die Sockelfortsätze des Aedeagus finden mit ihren ventrad gekrümmten Enden Platz hinter dem Innenrand des "Kissens" des Bka; die großen "Säbelflächen" werden von dem Raum zwischen Bka und Ovipositorrand aufgenommen. Der kurze

Aedeagusschaft kann kaudal hinter dem Knotenwulst in den Genitalraum eindringen. Die Verklammerung beider Geschlechter könnte im Endstadium der Kopulation allein durch die Sockelfortsätze des Aedeagus und den Bka gesichert werden ohne Zuhilfenahme des Zangengriffs von Stylusapophyse und Subgenitalplatte des Männchens. Über die Korrelation dieser so hochgradig aufeinander abgestimmten Genitalarmaturen wird erst durch die Analyse einer natürlichen Kopulation Klarheit zu gewinnen sein. Sicher ist, daß diese Strukturen schon rein mechanisch die Kopulation mit einem artfremden Partner völlig ausschließen.

#### 5.5.2 Jassargus bispinatus (THEN 1896)

= Deltoccephalus bispinatus THEN 1896; seit der Erstbeschreibung nicht mehr gemeldet. Beschreibung nach Exemplaren aus Kocina, Triest, Jugoslawien (STRITZKE leg.).

Typusfundort: Borst und Bazavica, Triest, Jugoslawien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 5

Färbung und Zeichnung: vom flori-Typ; hell und kontrastarm.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 23, B 23, C 23, F 23, G 23, H 23, J 23):

Subgenitalplatte am Innenrand etwa 1,5 mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenrand glatt, am Ende schräg nach innen abgestutzt, so daß ein breiter V-Ausschnitt entsteht; Makrochäten (8-11)  $\pm$  uniseriat (Abb. A 23).

Stylusapophyse groß mit breiter Basis; gerade kaudal gerichtet erreicht sie  $\frac{3}{4}$  der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte. Innenrand konkav, grob unregelmäßig gezähnt (Abb. A 23).

Aedeagus mit kurzem, breit V-förmigem Sockel; an den dorsalen Ecken ziehen große Sklerite in das Genitalphragma. Der komprimierte Schaft inseriert an der Dorsalkante des Sockels und ist in einem spitzen Winkel (um  $45^{\circ}$ ) gerade dorsad gerichtet; distal in Seitenansicht (Abb. C 23) breit gerundet, in Aufsicht (Abb. B 23) spitz auslaufend; subapikal zwei seitliche kaudo-dorsad gerichtete Fortsätze.

Phallotrema apikal (Abb. B 23, C 23).

Pygofor am Ventralrand deutlich konkav, mit einem spitzen, fast senkrecht zur Medianen gerichteten, wenig einwärts gekrümmten Ventraldorn; Distanz Ventraldorn - Apikaldorn zu Ventraldorn - Ventralrandbasis wie 1:2,5. Ventralrand zwischen dem Ventral- und dem spitzen, kleineren Apikaldorn kaum merklich kreneliert (Abb. F 23, H 23, J 23). Dorsaler Pygoforausschnitt sehr flach und Ausschnittsebene sehr steil zur Längsachse gestellt (Abb. H 23; vgl. auch obtusivalvis Abb. H 5).

Analrohr kurz, sehr hoch und rund, nur wenig verbreitert; an der breitesten Stelle etwa 1,5 mal so breit wie die Mündung; seitlich und ventral der Mündung Oberfläche gezähnt (Abb. F 23, G 23, J 23).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 23, L 23, M 23, N 23, P 23, Q 23):

Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,9, zur Breite wie 1:1,7 (Abb. L 23, M 23). Sternit VII wie bei obtusivalvis (Abb. K 23). Mediane Loben der Ovipositorbasis cephal flach ausgeschnitten und in der Mitte einen kleinen V-Ausschnitt bildend (Abb. N 23). Die lateralen Loben bilden eine kräftige Schulter am Rande der Basis. Oberfläche granuliert. Vf VIII cephal im ventralen Drittel granuliert; das mittlere Drittel des Dorsalrandes ventrad umgebogen (Abb. P 23, Q 23). Der Bka überragt dorsal die Ovipositorbasis wenig, ist häutig mit den Vf VIII verbunden und steht fast senkrecht zur Längsachse der Genitalarmatur (Abb. P 23). Dorsal an der Basis des Bka befindet sich eine Tasche mit einer verstärkten Rückwand, wie man sie auch bei bobbicola findet (vgl. Abb. Q 23 mit Q 13). Der in Aufsicht  $\pm$  trapezförmige Bka wird kurz vor dem Ventralrand dünnhäutig, schlägt am Ventralrand nach dorsad um und bildet seitlich zwei flache Polster, zwischen denen spaltenförmig die Kopulationsöffnung frei wird (Abb. N 23; vgl. dazu repletus, Abb. N 15). Der Genitalraum ist kurz und in Aufsicht sackförmig (Abb. Q 23).

Von den Innenseiten der medianen Loben der G VIII ziehen in Seitenansicht dreieckige Chitinflächen in die Seitenwände, die distal ein wenig laterad gebogen sind (Abb. P 23, Q 23).

Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; künstlich lassen sich die Genitalkomplexe so zusammenführen, daß die Ventraldornen des männlichen Pygofors in die Tasche an der Basis des Bka eingreifen und die Apikaldornen über der cephalen Schulter des Vf VIII unter dem umgeschlagenen Dorsalrand liegen. Die Sockelfortsätze des Aedeagus entsprechen in ihrem Krümmungsgrad dem der Basalklappe und liegen cephal wie bei obtusivalvis auf ihr. Der Aedeagus ragt in den Genitalraum, wobei die kaudo-dorsad gerichteten Apikalfortsätze mit ihren Enden an die distalen Ecken der Seitenwände des Genitalraumes zu liegen kommen, die auch verstärkt sind. Die kräftigen Chitinwände der Seiten des Genitalraumes dürften einen Schutz vor Verletzungen darstellen.

5.5.3 *Jassargus latinus* (W. WAGNER 1942)

= *Deltocephalus latinus* W. WAGNER 1942.

Typusfundort: Furbara, Lazio, Italien.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 12

Färbung und Zeichnung: Grundfarbe an Körper und Elytren grau, Adern besonders im Bereich der Queradern weiß, dadurch sehr lebhaft gezeichnet.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 24, B 24, C 24, F 24, G 24, H 24, J 24):

Subgenitalplatten sehr kurz, am Innenrand nur etwa 1,2 mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenrand glatt, Endteil nach innen abgeschrägt, so daß ein weiter, V-förmiger Einschnitt zwischen den Enden der Subgenitalplatten entsteht. Makrochäten (10-15) locker zweireihig (Abb. A 24).

Stylusapophyse lang, sie erreicht  $\frac{3}{4}$  der Außenkante der Subgenitalplatte; mit breiter Basis, zur Spitze hin nicht

verjüngt; kaudad, kaum laterad gerichtet. Innenkante konvex, mit grober, unregelmäßiger Zähnelung. An der Gelenkung mit der Subgenitalplatte eine deutliche, laterale Apophyse (Abb. A 24).

Aedeagus mit paralleelseitigem Sockel, die dorsalen Ecken dorsad, zur Basis hin gekrümmt (Abb. B 24, C 24). Der Aedeagusschaft inseriert am Dorsalrand des Sockels, ist parallel zum Sockel kaudad gerichtet, distal leicht dorsad gekrümmt (Abb. C 24). Von der Basis des Schaftes zieht jederseits an der Seite eine Membran zur Spitze, die allmählich sich verbreiternd und seitlich abbiegend subapikal vor einem Apikalfortsatz endet. Die Apikalfortsätze sind basal gerichtet und leicht geschweift, sie liegen ventral zwischen den Membranen. Phallotrema subapikal auf der Dorsal-seite (Abb. B 24, C 24).

Pygofor kurz; an der Basis des Ventralrandes stark konkav ausgeschnitten. Endteil der Seitenloben stark reduziert (Abb. G 24). Große, S-förmig geschwungene, distal sich verjüngende Ventraldornen mit einer blasig aufgetriebenen Basis inserieren an der ventralen Schulter des Pygoforventralrandes (Abb. H 24). Dorsalausschnitt des Pygofors sehr flach (Abb. F 24); Ausschnittsebene nicht sehr steil ( $40^{\circ}$ ) zur Längsachse.

Analrohr sehr groß, fast so lang wie das Pygofor; im Umriss fast quadratisch mit abgerundeten Ecken; Dorsalfläche sehr groß, basaler Ausschnitt nur flach. Im Mündungsbereich an den Seiten und ventral gezähnelte (Abb. F 24, G 24, H 24). Als Ganzes sehr flach, zu den Seiten hin gleichmäßig abfallend (Abb. G 24, J 24).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 24, L 24, M 24, N 24, P 24, Q 24):

Genitalkomplex wenig mehr als doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,3, zur Breite wie 1:1,5 (Abb. L 24, M 24). Sternit VII ähnlich wie bei *distinguen-dus*; Mittellappen am Hinterrand oft in Höhe der Seiten-ecken ausgeschnitten (Abb. K 24).

Mediane Loben an der Basis fast gleichmäßig zur Mitte ab-  
geschrägt, sodaß ein weiter V-Ausschnitt entsteht. Die  
lateralen Loben bilden am Seitenrand des Ovipositors  
eine kaum wahrnehmbare Schulter (Abb. N 24). Die Furche  
zwischen medianen und lateralen Loben vor dem Basisrand  
ist leicht vertieft und erweitert. Oberfläche schwach  
granuliert.

Vf VIII in Seitenansicht in der cephalen Hälfte schmal,  
nicht granuliert (Abb. P 24). Der Bka überragt dorsal  
die Ovipositorbasis. Die cephal liegende Partie ist  
stark reduziert und besteht nur aus einem schmalen Um-  
schlag am Ventralrand der Chitinplatte, die leicht ge-  
wölbt, + quadratisch mit gerundeten Ecken das Dach des  
Genitalraumes bildet; ihr kaudaler Rand ist + glatt oder  
in der Mitte + spitz auslaufend (Abb. Q 24). Von den  
Innenkanten der medianen Loben ziehen breite Chitinflächen  
in die Seitenwände des Genitalraumes.

Der Genitalraum ist kurz, in der Aufsicht von dorsal sack-  
förmig und nach einer kaudalen Einschnürung mit zwei seit-  
lichen, leicht dorsad gerichteten Ausbuchtungen versehen  
(Abb. Q 24).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; im Experiment ist es schwierig,  
für die langen Ventraldornen eine sinnvolle Position zu  
finden: denkbar wäre einmal ein Einpassen der blasig auf-  
getriebenen Basen der Ventraldornen in die Vertiefungen  
zwischen den medianen und lateralen Loben der G VIII des  
♀; dann sind jedoch die distalen Partien der langen  
Dornen funktionslos. Die andere Möglichkeit, die Dornen  
am Dorsalrand des Vf VIII des ♀ zu plazieren, befriedigt  
auch nicht, da dort keinerlei Anpassungen für die Aufnahme  
der Dornen zu finden sind. Die apikalen Fortsätze des  
Aedeagusschaftes erreichen die seitlichen Ausbuchtungen  
des weiblichen Genitalraumes nicht. Möglicherweise sind  
die Ventraldornen auch funktionslos im Zusammenhang mit  
der Verklammerung der Genitalarmaturen beider Geschlechter,  
die allein durch die funktionell als Zange wirkenden Sub-

genitalplatten und Styli des ♂ am Sternit VII des ♀ gewährleistet wird. Weitere Untersuchungen bleiben daher abzuwarten.

#### 5.5.4 Jassargus bucerus DLABOLA 1958

Von DLABOLA 1958 aus dem Transkaukasus (Tiflis, Grusinien, UdSSR) beschrieben.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 12

Färbung und Zeichnung: wie *latinus*

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 25, B 25, C 25, D 25, E 25, F 25, G 25, H 25):

Subgenitalplatten kurz, am Innenrand nur etwa 1,3 mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante gerade; distal nur wenig verschmälert, breit und quer abgestutzt. Makrochäten (7-9) nicht streng uniseriat (Abb. A 25).

Stylusapophyse lang, kaudad gerichtet, erreicht 2/3 der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte. Die an die Basis anschließende Partie + parallelseitig; distale Hälfte zur Spitze hin stark verschmälert, am Innenrand leicht gezähnt. An der Gelenkung mit der Subgenitalplatte eine große, laterale Apophyse (Abb. A 25).

Aedeagus mit kurzer, U-förmiger Basis, von deren dorsalen Ecken, fast waagrecht bis leicht basal gerichtet, flügelartige Fortsätze absteigen. Auf der Dorsalseite bilden diese eine breite Rinne, deren Enden flächig erweitert sind (Abb. B 25, D 25, E 25). Von der Dorsalkante des Sockels erhebt sich ein Wall, dessen obere Ecken fast senkrecht, leicht ventrad abgeknickt sind und in Seitenansicht spitze "Hörner" bilden (Abb. C 25, E 25). Dorsal vor dem Wall, an der Ventralseite mit diesem über die ganze Länge verwachsen, erhebt sich der kurze, gerade Aedeagusschaft; seine distal wenig löffelförmig erweiterten Seitenloben überragen den Wall (Abb. B 25, D 25). Phallotreme über die ganze Schaftlänge auf der Dorsalseite ausgedehnt. Konnektiv sehr lang, etwa 2,3 mal so lang wie der Aedeagus (Abb. B 25), sehr schmal, stimmungsförmig.

Pygoforventralrand an der Basis nur flach konkav, mit weit kaudal stehendem Ventraldorn; kein Enddorn (Distanz Ventraldorn - Ende des Seitenlobus zu Ventraldorn - Ventralrandbasis wie 1:8). Ventraldorn depreß; kaudad, wenig einwärts gerichtet. Distal des Ventraldorns Ventralrand des Seitenlobus glatt (Abb. F 25, G 25, H 25). Dorsalausschnitt des Pygofors rund, halbkreisförmig (Abb. F 25), Ausschnittsebene sehr steil (etwa  $80^{\circ}$ ) zur Längsachse (Abb. G 25). Analrohr vom repletus-Typ; kurz, überragt die Pygoforseitenloben kaum; an der Basis wenig erweitert, an der breitesten Stelle etwa 1,5 mal so breit wie die Mündung, seitlich und ventral der Mündung Oberfläche fein gezähntelt (Abb. F 25, G 25).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 25, L 25, M 25, N 25,  
P 25, Q 25):

Genitalkomplex nicht ganz doppelt so breit wie lang (1,8:1), Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:3,7, zur Breite wie 1:2,5; Basis also kurz und gedrungen im Vergleich zum Pygofor (Abb. L 25, M 25). Sternit VII mit einem dreieckigen Mittellappen und je einem seitlichen V-Einschnitt am Hinterrand; die Spitze des Mittellappens ist nicht länger als die Seitenecken. Die dorsale Innenseite ist kräftig chitinisiert und glatt ohne Längsfurchen; sie ist so dorsad gewölbt, daß sie wie ein Deckel auf die eingewölbte Ovipositorbasis paßt. Zwei stiftförmige Skelettelemente erhalten den Abstand zwischen Außen- und Innenseite; sie liegen jederseits der Längsachse kaudal über der Querachse des Sternits (Abb. K 25).

Ovipositorbasis cephal fast gerade, quer abgestutzt; mediane Loben wenig kaudal hinter den Schultern der lateralen Loben (Abb. N 25). Mediane Loben im cephalen Bereich durchscheinend dünn chitinisiert und dorsad eingesenkt, so daß die Ventralränder der Vf VIII die Ovipositorbasis in Seitenansicht überragen (Abb. P 25). Oberfläche granuliert. Vf VIII nicht skulpturiert (Abb. P 25).

Die dorsal über der Ovipositorbasis liegende Kopulationsöffnung wird nicht durch einen chitinierten Bka bedeckt;

dorsal über der Öffnung liegt ein breiter Wulst, der eine Tasche bildet, wie bei *bobbicola* und *bispinatus*; im Dorsaldach liegt jederseits der Mittellinie ein gewölbtes, etwa dreieckiges Chitinelement (Abb. Q 25). Der Genitalraum ist kurz, schlauchförmig.

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; wo die Ventraldornen des männlichen Pygofors ansetzen, läßt sich experimentell präparativ nicht ermitteln; die Chitinplatte im Dorsaldach der Tasche über der weiblichen Kopulationsöffnung, stellen aller Wahrscheinlichkeit nach Widerlager für die Sockelfortsätze des Aedeagus dar. Es ist zu fragen, ob hier die glatte Innenseite des weiblichen Sternits VII auch in den Zangengriff von männlicher Subgenitalplatte und (ebenfalls glatter) Stylusapophyse genommen werden kann.

5.5.5 *Jassargus kurdicus* REMANE & SCHULZ in litt.

Typusfundort: Kadish, Provinz Mossul, Irak.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 12

Färbung und Zeichnung: vom *latinus*-Typ; Grundfarbe grau; Ocellierung + ausgeprägt.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 26, B 26, C 26, F 26, G 26, H 26, J 26):

Genitalsegment kurz, distal depreß; Subgenitalplatte kurz, am Innenrand so lang wie Sternit IX median lang. Außenkante gerade bis leicht konvex; distal breit, quer abgestutzt, kaum verschmälert. Makrochäten (10-11) über den äußeren, besonders basalen Teil der Subgenitalplatte verstreut. Auf der Innenseite, median, subapikal eine kurze Borste; die sonst am Rande auftretenden Borsten fehlen hier völlig (Abb. A 26).

Stylusapophyse sehr groß und lang (bis fast an den Distalrand der Subgenitalplatte); kaudad gerichtet; Innenrand konkav, gezähnelte Apophyse im Umriß + rautenförmig; an der Gelenkung mit der Subgenitalplatte eine große laterale Apophyse, an der Ventralseite gelegen (Abb. A 26).

Aedeagus mit schmalem, parallelseitigem Sockel, fast waagrecht zur Seite abstehenden, dorsalen Ecken, von denen keine Sklerotisierungen in das Genitalphragma ziehen (Abb. B 26). Der Schaft inseriert am Dorsalrand des Sockels, gerade kaudad gerichtet, nur distal leicht ventrad gekrümmt (Abb. C 26); im basalen Drittel jederseits mit einer seitlichen Ausbuchtung; Distalteil in Seitenansicht wie eine Injektionskanüle zugespitzt; am basalen Rand der Kanülenöffnung, die das dorsale Phallotrema darstellt, seitlich zwei kleine, dreieckige Fortsätze (Abb. B 26, C 26). Konnektiv schmal, steigbügel-artig, deutlich länger als der ganze Aedeagus (Abb. B 26).

Pygofer am Ventralrand basal konkav ausgeschnitten; mit einem mächtigen, depressen Ventraldorn, der erst kaudad, dann leicht laterad geschwungen ist (Abb. H 26). Seitenloben distal des Ventraldorns zu einem kurzen, dünnhäutigen Lappen reduziert (Abb. G 26). Dorsalausschnitt des Pygofors flach, rund ausgeschnitten, (Abb. F 26); Ausschnittsebene steil ( $70^{\circ}$ ) zur Längsachse (Abb. G 26).

Analrohr in dorsaler Aufsicht mit breiter Basis, zur Mündung hin nicht ganz auf die Hälfte der Basis verschmälert, Seitenränder konvex; an der Basis dorso-ventral abgeflacht; Mündung längs-oval und im ventralen Bereich weit abgesenkt (Abb. F 26, G 26, J 26). Oberfläche dorsal und lateral granuliert.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 26, L 26, M 26, N 26, P 26, Q 26):

Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:3,6, zur Breite wie 1:2,3; Basis also klein und gedrunken im Vergleich zum Pygofer (Abb. L 26, M 26). Sternit VII ähnlich wie bei bucerus: die breit V-förmigen Einschnitte jederseits des trapezförmigen Mittellappens reichen fast bis zur Mittellinie des Sternits, Hinterrand des Mittellappens flach ausgeschnitten (Abb. K 26). Die dorsal liegende Innenseite des Sternits ist kräftig chitiniert, glatt; sie überragt basal den Vorderrand der

Außenseite, ist median dorsad gewölbt und paßt wie ein Deckel auf die basal eingesenkte Ovipositorbasis. Die Seitenlappen sind gegen den Mittellappen dorsad gebogen; diese Position wird erhalten durch die Struktur der Innenfläche und eine in der Mitte befindliche Chitinbrücke zwischen Innen- und Außenfläche, wie bei *bucerus*. Das Fehlen dieser Brücke bei einem noch nicht ausgehärteten ♀ läßt vermuten, daß sie wahrscheinlich postlarval gebildet wird.

Ovipositorbasis breit, quer abgestutzt; mediane Loben gegenüber der Schulter der lateralen Loben etwas kaudad versetzt, am Vorderrand durchscheinend dünn chitinisiert und median eingesenkt (Abb. N 26). Oberfläche nur im vorderen Bereich granuliert. Die Vf VIII sind glatt (Abb. P 26, vgl. *bucerus* Abb. P 25). Die dorsal über den cephalen Rand der medianen Loben liegende Kopulationsöffnung wird von einem einfachen Chitinwulst überdeckt, der eine Tasche bildet wie bei *bucerus*. Skelettelemente eines Bka sind nicht ausgebildet; der Genitalraum ist kurz, schlauchförmig; die Seitenwände nehmen Chitinflächen vom Innenrand der medianen Loben der G VIII auf (Abb. Q 26).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; die Ventraldornen können nur in die Tasche dorsal über der Kopulationsöffnung eingeführt werden; der Aedeagus wird einfach in den Genitalraum eingeführt. Es ist bemerkenswert, daß bei einer kräftigen Zähnelung der männlichen Stylusapophyse die Innenseite des weiblichen Sternits VII völlig unstrukturiert ist (vgl. *bucerus*).

#### 5.5.6 *Jassargus ucrainicus* LOGVINENKO 1961

Typusfundort: Raum Sverdlovsk, Ukraine, USSR.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr 5.

Färbung und Zeichnung: vom flori-Typ.

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 27, B 27, C 27, F 27, G 27, H 27, J 27):

Subgenitalplatten am Innenrand doppelt so lang wie Sternit IX

median lang; in der distalen Hälfte Außenrand flach konkav; am Ende  $\pm$  gleichmäßig gerundet. Makrochäten (12) locker zweireihig (Abb. A 27). Stylusapophyse mit breiter Basis, latero-kaudad gerichtet, erreicht  $\frac{2}{3}$  der Länge der Außenkante der Subgenitalplatte; Apophyse distal verschmälert, Innenrand konkav, gezähnt (Abb. A 27).

Aedeagus mit  $\pm$  rechteckigem Sockel, in der Mitte verschmälert; von den dorsalen Ecken ziehen Sklerite in das Genitalphragma.

Aedeagus rund, am Dorsalrand inseriert (Abb. B 27); an der Basis ventrad dann fast rechtwinkelig dorsad gerichtet; distaler Abschnitt gerade, am Ende in Seitenansicht gerundet (Abb. C 27), in Aufsicht stark verschmälert.

Phallotrema subapikal auf der Ventralseite; unterhalb des Phallotremas seitlich am Schaft je ein kleiner, dreieckiger Flügel (Abb. B 27).

Pygofor am basalen Ventralrand nur flach konkav; Ventraldorn spitz, fast senkrecht zur Längsachse gerichtet (Abb. H 27), aber nicht einwärts (Abb. J 27); Distanz Ventraldorn - Enddorn zu Ventraldorn - Ventralrandbasis wie 1:3; zwischen Ventraldorn und Enddorn Ventralrand grob gesägt (Abb. H 27) und in Seitenansicht in der Mitte stark eingesenkt (Abb. G 27). Seitenloben wenig kürzer als das Analrohr. Pygoforausschnitt klein, parabolisch (Abb. F 27); Ausschnittsebene steil ( $70^{\circ}$ ) zur Längsachse (Abb. G 27). Analrohr mit schmaler Basis (Basisbreite zur Breite des Pygofors wie 1:3); in der basalen Hälfte seitlich stark verbreitert: maximale Breite etwa 1,8 mal so breit wie die Mündung und die Basis (Abb. F 27). Im Mündungsbereich seitlich und ventral Oberfläche mit kleinen Zähnen bedeckt. In Seitenansicht Analrohr ebenso hoch wie lang (Abb. G 27, J 27).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 27, L 27, M 27, N 27, P 27, Q 27):

Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,5, zur Breite wie 1:1,6 (Abb. L 27, M 27). Sternit VII wie bei obtusivalvis (Abb. K 27). Mediane Loben der Ovipositorbasis in der Nähe der Mittellinie cephalad vorgezogen, sie bilden zwischen sich

einen V-förmigen Spalt, der kaudal bis in die Höhe der scharfen Schulter der lateralen Loben reicht (Abb. N 27). Oberfläche median granuliert.

Vf VIII in Seitenansicht sehr groß, cephal mit einer deutlichen Schulter und dorsal ventrad umgebogenem Rand (Abb. P 27, Q 27); dort in der Intersegmentalhaut eine unregelmäßig chitinierte Chitinverstärkung von variablem Umriss (Abb. Q 27). Am Dorsalrand des kaudalen Drittels eine kräftige, zweite Schulter. Dorsal über der Kopulationsöffnung nur ein dicker Wulst, kein Bka; Genitalraum kurz, schlauchförmig (Abb. Q 27).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; im Experiment können die Ventraldornen dorsal über den cephalen Schultern der weiblichen Vf VIII gut in Position gebracht werden. Die Chitinverstärkungen in der Intersegmentalhaut fungieren offenbar als Schutz vor Verletzungen. Die Enddornen der Seitenloben kommen dann hinter den kaudo-dorsalen Schultern des Vf VIII zu liegen. Der Aedeagus wird ohne Komplikationen in den Genitalraum eingeführt.

#### 5.5.7 *Jassargus firmus* LOGVINENKO 1966

Beschrieben als eine *J. ucrainicus* LOGV. nahestehende Art aus Poty, Bezirk Geokčaj, Azerbajdžan, UdSSR.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 5

Färbung und Zeichnung: vom flori-Typ

Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 28, B 28, C 28, F 28, G 28, H 28, J 28):

Subgenitalplatte am Innenrand etwa 1,6 mal so lang wie Sternit IX median lang; Außenkante gerade, höchstens in der distalen Hälfte flach konkav; am Ende schmal gerundet. Makrochäten (11) nicht streng uniseriat (Abb. A 28). Stylusapophyse mit breiter Basis, sehr lang (erreicht etwa 4/5 der Länge des Außenrandes der Subgenitalplatte), kaudal gerichtet, mit kaum verschmälertem Endteil; Innenrand konkav, gezähnt (Abb. A 28).

Aedeagus mit sehr breit V-förmigem Sockel; von dessen dorsalen Ecken große Sklerite in das Genitalphragma (Abb. B 28). Der komprimierte Schaft inseriert im mittleren Abschnitt des Sockels, ist gerade, im spitzen Winkel ventrad, distal leicht dorsad gerichtet, in Seitenansicht im distalen Drittel verschmälert (Abb. C 28). Basal des subapikalen, ventralen Phallotremas seitlich zwei kaudo-dorsad gerichtete Fortsätze, deren Distalteil leicht ventrad gekrümmt (Abb. B 28, C 28). Pygofor am basalen Ventralrand konkav; Ventraldorn weit kaudal (Ventraldorn - Apikaldorn zu Ventraldorn - Ventralrandbasis wie 1:1,9); fast senkrecht zur Längsachse, aber kaum einwärts gebogen (Abb. H 28, J 28). Zwischen Ventral- und Apikaldorn eine unregelmäßig krenelierte Greifkante (Abb. H 28); Apikaldorn kurz und abgerundet. Die Seitenloben erreichen den Hinterrand des Analrohrs. Dorsaler Pygoforausschnitt rund, Ausschnittsebene sehr steil ( $80^{\circ}$ ) zur Längsachse (Abb. G 28). Analrohr klein, fast parallelseitig (maximale Breite 1,5 mal so breit wie Mündung); Im Mündungsbereich auch dorsal Oberfläche gezähnt (Abb. F 28, H 28 - vgl. obtusivalvis Abb. F 5, H 5). In der kaudo-cephalen Aufsicht Analrohr von der Mitte zu den Seiten steil abfallend, an den Seiten dann flacher (Abb. J 28 - vgl. obtusivalvis Abb. J 5).

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 28, L 28, M 18, N 28, P 28, Q 28):

Genitalkomplex doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,5, zur Breite wie 1:1,6 (Abb. L 28, M 28). Sternit VII wie bei *distinguendus* (Abb. K 28). Mediane Loben der Ovipositorbasis cephalad wenig verlängert, median zwischen ihnen ein breiter, V-förmiger Ausschnitt, der kaudal nicht bis in die Höhe der von den lateralen Loben gebildeten scharfen Schultern reicht. Mediane Loben im verlängerten Bereich durchscheinend dünn chitinisiert. Oberfläche granuliert (Abb. N 28).

Vf VIII im cephalo-ventralen Viertel granuliert; median dorsal der Kopulationsöffnung fest miteinander verwachsen; der Dorsalrand ist im kaudal gelegenen Viertel breit ventrad umgebogen (Abb. N 28, P 28, Q 28).

Aus der Verbindung der Vf VIII entspringt der Bka als eine trapezförmige Klappe, die die Ovipositorbasis dorsal ein wenig überragt. Die Oberfläche ist nicht skulpturiert (Abb. P 28, Q 28).

Der Genitalraum ist wie bei *sursumflexus* groß, dickwandig, mit lateralen, leicht dorsad gerichteten Ausbuchtungen; mittlerer Bereich leicht ventrad eingesenkt (Abb. Q 28).

#### Kopulationsendphase:

Keine Kopulation in vivo; vermutlich wie bei *sursumflexus*: der Ventraldorn des männlichen Pygofors greift seitlich der cephalad verlängerten mediane Loben hinter den Rand der Ovipositorbasis, die distale Greifkante liegt über der granulierten cephaloventralen Schulter, der Enddorn unter dem umgeschlagenen Dorsalrand des Vf VIII. Die lateralen Ausbuchtungen des weiblichen Genitalraums können die Apikalfortsätze des männlichen Aedeagus aufnehmen.

#### 5.5.8 *Jassargus japheticus* EMEL'YANOV 1966

Beschrieben aus Grusinien, Kaukasus, USSR.

geographische Verbreitung: vgl. Karte Nr. 11.

Färbung und Zeichnung: wie *allobrogicus*.

#### Genitalstruktur des ♂ (Abb. A 29, B 29, C 29):

Die Abbildungen wurden aus EMEL'YANOV 1966, Abb. 100-102 übernommen und auf die Größenverhältnisse des ähnlichen *caucasicus* umgezeichnet. Angaben über den Bau der Subgenitalplatten fehlen; Stylusapophyse wie bei *caucasicus* mit breiter Basis, fast senkrecht laterad gekrümmt, zur Spitze hin verschmälert; Oberkante gerade und gezähnelte; an der Basis eine laterale Apophyse sichtbar (Abb. A 29). Aedeagusbasis breit V-förmig; von den dorsalen Ecken ziehen Sklerite in das Genitalphragma. Schaft depreß, an der Basis ventral inseriert; mit dem Sockel einen

spitzen Winkel bildend, im Distalteil parallel zum Sockel. Apikal seitlich zwei spitze, rund basal gebogene Fortsätze; an der Spitze des Schaftes ein kleiner dorsad gerichteter Zahn. Subapikal zwei seitliche, ventral weisende, leicht einwärts zur Schaftlängsachse gerichtete Fortsätze, die in ihrem Endteil steil abwärts gekrümmt sind. Phallotrema ventral, über die distale Schafthälfte erstreckt (Abb. B 29, C 29).

Nach EMEL'YANOV trägt das Pygofor zwei kleine Zähne. Keine näheren Angaben über ihre Position. Keine Angaben über das Analrohr.

Genitalstruktur des ♀ (Abb. K 29, L 29, M 29, N 29, P 29, Q 29):

Genitalkomplex um 1,3 mm lang, etwa doppelt so lang wie breit, Ovipositorbasis zu Gl IX wie 1:2,3, zur Basis wie 1:1,7 (Abb. L 29, M 29). Sternit VII wie bei distinguendus (Abb. K 29).

Mediane Loben der Ovipositorbasis kaudad hinter die von den lateralen Loben gebildeten Schultern zurückgezogen; median mit einem breiten V-Ausschnitt; Oberfläche granuliert (Abb. N 29).

Die Ventralkante der Vf VIII erscheint in der Seitenansicht (Abb. P 29) sehr gerade, weil die über die Ovipositorbasis ragende Partie sehr flach aufliegt. Die ventrocephale Schulter ist fein granuliert. Dorsal über der Kopulationsöffnung sind beide Vf VIII fest miteinander verwachsen (Abb. Q 29).

Der Bka besteht aus einer trapezförmigen Klappe, die aus der Verbindung der Vf VIII hervorragt und am Ventralrand umschlägt und als dickhäutige Membran in den Genitalraum zieht (Abb. N 29, Q 29).

Genitalraum vom sursumflexus-Typ, in Umriß und Krümmung des Dorsaldaches wie bei caucasicus (vgl. Abb. Q 29 mit Q 21).

Kopulationsendphase:

unbekannt; vielleicht wie bei caucasicus.

#### 5.5.9 *Jassargus lunaris* LOGVINENKO 1961

Die Art wurde 1961 von LOGVINENKO aus der Ukraine, Staliuskaja, Bezirk Slavjanski, USSR beschrieben. Die Überprüfung eines von Frau LOGVINENKO selbst als *J. lunaris* determinierten Exemplars (1 ♂ von der Krim, Ukraine) ergab, daß es sich ganz eindeutig um ein entwicklungsgestörtes Tier handelte. Es könnte sich dabei gut um ein Exemplar von *Jassargus bicorniger* (TH.) handeln, der von LOGVINENKO (1963) auch aus der Ukraine gemeldet wurde. Dafür spricht vor allem der Bau der Stylusapophyse, die wie bei *bicorniger* lang, konkav und am Innenrand gezähnt ist, und der Bau des Aedeagus, der noch die für die obtusivalvis-Gruppe typischen Sockelfortsätze erkennen läßt. Der Artnamen *Jassargus lunaris* ist in jedem Fall zu tilgen.

#### 5.5.10 *Jassargus infirmus* (MELICHAR 1903):

Die aus dem malaiischem Raum beschriebene *Deltocephalus infirmus* MELICHAR 1903 ist von ISHIHARA (1961: 244 f) in die Gattung *Jassargus* ZV. gestellt worden. Es kann sich nach den beigefügten Abbildungen, die keine Angaben über die ♀♀ enthalten, bei *J. infirmus* MEL. sensu ISHIHARA nicht um einen Angehörigen der Gattung *Jassargus* ZV. handeln, ja nicht einmal um eine Gattung des Tribus Paralimnini, sondern nur um eine des Tribus *Deltocephalini*, da Konnektiv und Aedeagussockel fest und unbeweglich verschmolzen sind. EMELJANOV (1962) hat die Art darum zu den *Deltocephalini* in die Gattung *Recilia* ED. gestellt.

Nach Ausschluß dieser Art bleibt die Verbreitung von *Jassargus*-Taxa auf die Paläarktis beschränkt.

#### 5.5.11 Bemerkungen zur systematischen Stellung von zwei alten *Deltocephalus*-Arten:

Nach den von FIEBER 1869 gegebenen Abbildungen für zwei von ihm beschriebene *Deltocephalus*-Taxa, *Deltocephalus ignoscus* und *Deltocephalus flebilis*, ist ihre Zugehörigkeit

zu *Jassargus* in Erwägung zu ziehen. Zur Stellung dieser Taxa liegen unseres Wissens keine Veröffentlichungen der die Typusexemplare aufbewahrenden Museen vor, auch sind sie sonst nicht mehr gemeldet oder als Synonyme anderer *Deltocephalinae*-Taxa bekannt geworden. Ohne das Typusmaterial können die folgenden Beobachtungen nur Hinweise sein.

*D. flebilis* (FIEBER 1869, Tafel 19) zeigt einen kaudad gerichteten Ventraldorn am Pygofor und einen sehr steil zur Längsachse gestellten dorsalen Pygoforausschnitt; nach den von RIBAUT gegebenen Gattungsmerkmalen ein Hinweis auf eine mögliche *Jassargus*-Verwandtschaft.

*D. ignoscus* (FIEBER 1896, Tafel 18) zeigt ebenfalls einen kaudad gerichteten Ventraldorn und einen sehr schräg gestellten Pygoforausschnitt. Der Stylus trägt eine breite, laterad gerichtete, zur Spitze hin verjüngte Apophyse, deren Oberkante flach konkav und gezähnt ist; basal ist noch eine laterale Apophyse gezeichnet. Da aber schon THEN (1896: 172 f) auf die inkorrekte Darstellung der Styli hinweist, die bei den meisten von FIEBER abgebildeten Arten in Wirklichkeit nicht zwei "Höcker" (= Apophysen), sondern nur einen aufweisen, kann die laterale Apophyse bei *D. ignoscus* auch auf einen Darstellungsfehler zurückzuführen sein. Der Stylus entspräche dann ganz dem bei *distinguendus* und *flori* vorkommenden Typ, wie ihn FIEBER (Tafel 25) auch für *flori* abbildet. Möglicherweise handelt es sich um *J. flori* selbst oder um einen Vertreter von *J. alpinus*, da *J. alpinus neglectus* auch aus Lettland gemeldet wird. Die Untersuchung der Typusexemplare bleibt abzuwarten.

#### 5.6 Resümee:

Die Untersuchung der z. Zt. als Angehörige des Genus *Jassargus* ZV. beschriebenen Taxa ergab, daß den folgenden Taxa der Speziesrang aberkannt werden muß:

1. *J. bavaricus* (RIBAUT 1936) (= *Deltocephalus bavaricus* RIBAUT) ist identisch mit *J. allobrogicus* (RIBAUT 1936).

2. *J. refractus* LOGVINENKO 1965 ist identisch mit *J. repletus* (FIEBER 1869).
3. *J. lunaris* LOGVINENKO 1961 ist ein entwicklungs-gestörtes Exemplar einer nicht eindeutig zu identi-fizierenden *Jassargus*-Spezies; möglicherweise *J. bicorniger* (THEN 1896).

Nicht zu dem Tribus Paralimnini, sondern zum Tribus Deltoccephalini gehört *J. infirmus* sensu ISHIHARA 1961 (= *Deltoccephalus infirmus* MELICHAR 1903); die Zugehörigkeit dieser Spezies zum Genus *Recilia* EDWARDS schlug EMELYANOV (1962) vor.

In einem Vergleich der dargestellten, noch verbleibenden Taxa des Genus *Jassargus* ZV. zeigt sich, daß gewisse Abweichungen der von den verschiedenen Autoren gegebenen Beschreibungen sowie eine Erweiterung der Variationsbreite der Gattungsmerkmale durch neu hinzugekommene Arten zu verzeichnen sind. Allen Taxa gemeinsam ist der deutlich depresso Bau der Genitalarmaturen beider Geschlechter; nach WAGNER (1951) ein Zeichen von höherer Entwicklung innerhalb der Cicadelliden, bei denen auch Formen mit kompressen Genital-armaturen vorkommen.

Prüft man, ob die von RIBAUT (1946, 1952) angegebenen Merkmale für das Genus und die Subgenera zutreffen, so lassen sich bei den ♂♂ einige Abweichungen von seinen Angaben feststellen:

1. Das Analrohr ist bei *repletus* und *firmus*, sowie in der obtusivalvis-Gruppe nicht breit, herzförmig; einen ganz abweichenden Bau des Analrohrs haben *latinus* und *kurdicus*.
2. Zwar findet man bei allen Taxa einen Ventraldorn am Pygoforventralrand in Höhe der dorsalen Ecken des Aedeagus-sockels, aber nur sehr schwach entwickelt ist er bei *repletus* und *caucasicus*; nur wenig oder nicht einwärts gekrümmt bei den Angehörigen von *Sayetus*, bei *bisubulatus*, *ucrainicus*, *firmus* und *latinus*.
3. Die Ebene des dorsalen Pygoforausschnitts ist nicht steil, fast senkrecht zur Längsachse gestellt, sondern in einem spitzen Winkel (weniger als 45°) bei den *Sayetus*-Taxa und *repletus*.

4. Im Bau der Stylusapophyse finden sich verschiedene Abweichungen: einen schmalen Apophysenendteil haben *repletus*, *caucasicus* und *japheticus*; eine zusätzliche laterale Apophyse haben *latinus*, *bucerus* und *kurdicus*; gerade oder gar flach konvex ist der Innenrand der Apophyse bei *flori*, *alpinus neglectus*, *altaicus*, *bisubulatus* und *latinus*; kaum gezähnt bei *bucerus*.

5. Die Makrochäten am Außenrand der Subgenitalplatten sind bei keiner Art streng uniseriat angeordnet; am ehesten uniseriat ist die Anordnung bei *Jassargus* s. str.; bei *Arrailus* findet man eine locker zweireihige, bei *kurdicus* eine bis zur Mitte der Subgenitalplatte reichende unregelmäßig mehrreihige Anordnung.

Die interspezifische Variabilität der männlichen Genitalarmaturen ist auffallend gering, mit Ausnahme der großen Plastizität des Endteils des Aedeagusschaftes bei *allobrogicus*. Abhängigkeiten der Genitalarmaturen von modifikativ wirkenden Außeneinflüssen konnten bei keiner Spezies direkt beobachtet werden. Durch Umwelteinflüsse bewirkte Variabilität findet man höchstens in Färbung und Zeichnung, in der Form von Scheitel und Pronotum bei solchen Populationen, die unter feucht-kühlen Umweltbedingungen aufgewachsen sind oder solchen aus Hochlagen; besonders letztere zeigen bei dunklerer Grundfärbung auch eine Veränderung der Kopfform durch Verkürzung und Abrundung des Scheitels - Phänomene, die auch bei anderen Paralimninen zu beobachten sind (vgl. auch THEN 1896, DLABOLA 1954).

Die Untersuchung der weiblichen ~~ektodermalen~~ Genitalarmaturen zeigt, daß es sich hier um deutlich merkmalsärmere Strukturen als bei den männlichen handelt; sie weisen aber dennoch sogar art- und gruppenspezifische Unterschiede auf. Diese liegen weniger in der Form des Hinterrandes des Sternits VII (deutliche Abweichungen von der allgemein vorhandenen Struktur zeigen nur *bucerus* und *kurdicus*), sondern im Bau des Basalklappenapparates, in Umriß und Bau der Ovipositorbasis, sowie in Größe, Form und Chitinisierung

des Genitalraumes. Diese Unterschiede gehen parallel zu den Merkmalen der männlichen Genitalarmatur, so daß eine Determination auch nach dem Bau der weiblichen Genitalarmaturen bis auf Speziesniveau in nahezu allen Taxa möglich ist. Im Subgenus Jassargus s. str. lassen sich distinguendus-Gruppe und obtusivalvis-Gruppe nach dem jeweils gruppentypischen Bau des Bka unterscheiden.

distinguendus-Gruppe: Basalklappe mit einem großen, dreieckigen Fortsatz in der Intersegmentalhaut zum Sternit VII; die Polster dorsal vor der Kopulationsöffnung sind in Größe und Abstand korreliert mit Unterschieden im Aedeagusbau der ♂♂ (Größe und Länge des Schaftes, Fehlen oder Vorhandensein von Sockelfortsätzen); im kurzen Genitalraum keine besonderen Skelettelemente. Der Bka dieser Taxa ist neben dem von bisubulatus der mit dem höchsten Komplikationsgrad aller Jassargus-Taxa.

obtusivalvis-Gruppe: Basalklappe ohne Fortsatz in der Intersegmentalhaut zum Sternit VII; Genitalraum mit typischen Skleriten im Dorsaldach und den Seitenwänden.

Im Subgenus Arrailus läßt sich flori von der alpinus-Gruppe neben dem alpinus-Formenkreis (mit bobbicola und baldensis) gut unterscheiden: der Bka von flori ist lateral nicht mit den Vf VIII verwachsen und besteht aus einer dreieckigen Basalklappe mit besonderen Bildungen zur Aufnahme der Ventraldornen des männlichen Pygofors; im Dach des Genitalraumes liegt ein dreieckiges, gewölbtes Skelettelement. Der Bka der alpinus-Gruppe ist sehr einheitlich gebaut; seitlich mit den Vf VIII verwachsen besteht er aus einem einfachen Chitinband, das S-förmig geschwungen in das Dach des Genitalraumes zieht. Innerhalb dieser Gruppe ist nur bobbicola durch eine Sonderbildung, die mit dem Aedeagusbau korreliert ist, sicher von den anderen zu unterscheiden.

Im Subgenus Aurkius weist repletus Sonderbildungen im Bka und Genitalraum auf.

Im Subgenus Sayetus findet man einen gruppentypischen Bau des Genitalraumes, dessen Form mit dem Umriss des Endteils

des männlichen Aedeagusschaftes korreliert ist. Die einzelnen Spezies unterscheiden sich in arttypischen Sonderbildungen.

Alle übrigen Spezies lassen sich durch artspezifische Merkmale im Bereich des Bka, der Ovipositorbasis und des Genitalraumes gut identifizieren, wobei auch spezifische Korrelationen mit der männlichen Genitalarmatur festzustellen sind.

Variabilität durch modifikativ wirkende Umwelteinflüsse konnten bei *Jassargus* nicht registriert werden; wohingegen vergleichende, stichprobenartige Untersuchungen des Verfassers zeigten, daß bei unter Lang- bzw Kurztagbedingungen aufgewachsenen ♀♀ von Taxa der Gattung *Euscelis* BR. Unterschiede in der absoluten Größe und den Proportionen der Genitalkomplexe zu beobachten sind.

Es konnte kein Merkmal im Bereich der weiblichen Genitalarmaturen gefunden werden, das allein der Gattung *Jassargus* zukommt und diese von allen anderen Genera der Paralimnini unterscheidet. Bei großer Variationsbreite wäre als einziges + gattungstypisches Merkmal die Form des Hinterrandes des Sternits VII zu erwähnen.

Die an natürlichen Kopulationen beobachteten oder präparativ herbeigeführten Korrelationen der Genitalarmaturen beider Geschlechter in der Kopulationsendphase erlaubte eine funktionsmorphologische Interpretation der Strukturen. Ähnlichkeiten einzelner Strukturen bei verschiedenen Taxa sind dabei u. U. als funktionsbedingte Homoiologien anzusehen, die bei der Erstellung eines phylogenetischen Systems besonders berücksichtigt werden müssen.

Zumindest in der Anfangsphase der Kopulation dienen wahrscheinlich Subgenitalplatten und Styli der ♂♂ zum Festhalten und Abklappen des weiblichen Sternits VII. Ohne den Kontakt der beiden Geschlechter zu unterbrechen, wird so die Schwenkbewegung des ♂ in die antagonistische Kopulationsstellung ermöglicht (vgl. auch THEN 1896: 172). Dafür spricht, daß bei *distinguendus* auch in der Endphase das

Sternit VII im Zangengriff von Subgenitalplatte und Stylus verbleibt. Da der Aedeagusschaft dieser Artengruppe keine Haltefunktion erfüllen kann, ist dies wohl eine Maßnahme zur Sicherung der Kopulationsstellung. Für solche Taxa, die den Kontakt in der Endphase auf eine andere Weise hinreichend sichern können (obtusivalvis durch Sockelfortsätze und Sekret; sursumflexus durch zusätzliche Haltefunktion des Aedeagusschaftes - "Angelhaken"), wird der Zangengriff um das Sternit VII offenbar sekundär wieder gelöst.

KUNZE (vgl. oben S. 20, 31) sah die Aufgabe der durch die enge, muskelanatomisch bedingte Verbindung von Subgenitalplatten und Styli zu einer Funktionseinheit darin, durch den Druck der aktiv beweglichen Styli die Subgenitalplatten abzuklappen und durch den Druck auf die Intersegmentalhaut zwischen dem VI. und VII. Sternit des Weibchens die Ovipositorbasis freizulegen. Die obigen Ausführungen widersprechen dem nicht, da ein kurzes Nachlassen der am Stylus angreifenden Muskeln ausreicht, um das Sternit VII des ♀ zwischen Subgenitalplatte und Stylusapophyse zu schieben. Dieser Greifmechanismus dürfte bei Paralimninen und Cica-delliden allgemein verbreitet sein.

Inwiefern die Form des Hinterrandes des Sternits VII aus diesen Funktionen zu erklären ist und inwieweit seine Gestalt aus Stützfunktionen für den Legesäbel bei der Eiablage resultiert, wie MÜLLER (1942: 541) annimmt, kann im Rahmen dieser Untersuchungen nicht geklärt werden. Wahrscheinlich ist aber die Ausbildung des Hinterrandes durch beide Funktionskreise beeinflusst.

Es war zu beobachten, daß die Verklammerung der beiden Genitalkomplexe u. a. durch das Eingreifen der Ventraldornen des männlichen Pygofors am Vorderrand der Ovipositorbasis gesichert wird. Bei Formen mit einem Apikaldorn am Seitenlobus greift dieser in der Regel an der Dorsalkante des weiblichen Vf VIII an. Ungeklärt ist, wie die Ventraldornen in die für sie bestimmten Positionen gebracht werden. Einmal wäre an eine Leitfunktion der Flanken der medianen Loben der Ovipositorbasis zu denken,

da die Ventraldornen in vielen Fällen über der Furche zwischen medianen und lateralen Loben hinter dem Rand der Basis eingreifen. Andererseits ist auch ein Spreizen der Seitenloben durch Erhöhung des Binnendrucks im Genitalsegment des ♂ denkbar. Möglicherweise werden beide Wege beschritten. Für das Eingreifen der Ventraldornen sind verschiedene Positionen entwickelt:

a) Bei der distinguendus-Gruppe greift der spitze, kaudo-dorsad gerichtete Ventraldorn an der Stirnseite der medianen Loben der Ovipositorbasis in eigens dazu angelegte, seitliche, trichterförmige Vertiefungen, die am Grunde verstärkt sind.

b) Der steil kaudo-dorsad gerichtete, stumpfe Ventraldorn der obtusivalvis-Gruppe greift in die weiten Häute zwischen Bka und G VIII dorsal über deren Vorderrand ein.

c) Der cephalo-dorsad, weit einwärts gekrümmte Ventraldorn von Arrailus greift bei der alpinus-Gruppe auf der Ventralseite der Ovipositorbasis unter den Innenrand der medianen Loben im V-Ausschnitt der G VIII; bei flori ist diese Position weiter an die Basis der G VIII verlegt und durch besondere Bildungen des Bka ausgezeichnet.

d) Im Subgenus Sayetus und allem Anschein nach auch bei firmus, wahrscheinlich bei allen Taxa mit weit kaudal stehenden, senkrecht zur Mitte, nicht oder nur wenig einwärts gerichteten Ventraldornen, greifen diese über die Furche zwischen medianen und lateralen Loben der G VIII hinter die Basis des Ovipositors.

e) Besonders Bildungen des Bka in Form einer dorsal über der Kopulationsöffnung gelegenen Tasche, die wahrscheinlich zur Aufnahme der Ventraldornen dient, findet man bei ucrainicus und kurdicus.

f) Die Lage der sehr langen Ventraldornen von latinus und bisubulatus auf der Oberfläche der Ovipositorbasis dient wahrscheinlich nicht der Verklammerung, die wahrscheinlich durch andere Mechanismen gesichert wird.

g) Bei repletus und caucasicus scheinen die reduzierten, kurzen Ventraldornen für die Verklammerung keine Bedeutung

zu haben.

Inwieweit eine zusätzliche Verankerung durch Klebsekret (wie wahrscheinlich bei *distinguendus* und *obtusivalvis*) bei Formen mit kurzem, unbewehrtem Aedeagus verbreitet ist, müßte noch untersucht werden.

Ob und wie Formen mit  $\pm$  großen Fortsätzen am Aedeagussockel diese in den Dienst der Kopulation stellen, bleibt vorerst noch ungeklärt. Zumindest bei den Sockelfortsätzen der *obtusivalvis*-Gruppe und bei *bispinatus* ist eine Leitfunktion (entlang der Flanken der medianen Loben der G VIII) und eine Funktion als Widerlager (besonders bei *obtusivalvis*) zu denken; zusätzliche Hebelwirkung zum Einführen des Aedeagus könnte man sich für *bobbicola* und *bispinatus* denken; Hebelwirkung und Verklammerung scheinen die Funktion der Fortsätze bei *bisubulatus* und *bucerus* zu sein. Sie greifen immer außerhalb der Ovipositorbasis im Bereich des Bka ein, der bei *bisubulatus* und *bucerus* spezielle Umbildungen erfahren hat.

Formen mit apikalen und subapikalen Fortsätzen am Aedeagusschaft weisen im Bau des weiblichen Genitalraumes immer eine Struktur auf, die der Umrißform des Aedeagusendteils entsprechen, aber nicht streng mit diesem korreliert sind. Die von KUNZE ausgesprochene Vermutung (1959: 361, 368, 372), daß die Apikalfortsätze bei *Euscelis*- und *Typhlocyba*-Taxa nicht zur Verankerung bei der Kopulation beitragen, scheint auch für die entsprechenden *Jassargus*-Taxa zuzutreffen.

Wenn auch trotz gewisser Formentsprechungen zwischen weiblichem Genitalraum und männlichem Aedeagusschaft diese keine Aufgabe bei der Verklammerung der Geschlechter haben, wogegen auch ihre hohe Elastizität und Verformbarkeit spricht, so bleibt dennoch nach ihrer biologischen Bedeutung zu fragen. Es ist nicht auszuschließen, daß der apikale Bereich des Aedeagusschaftes mit den zuweilen weit ausladenden Apikalfortsätzen eine Leitfunktion in der Weise hat, daß er den Schaft vor einer Verdrillung, also einer Verformung in der Längsachse bewahrt.

Wie das Lösen der beiden Genitalkomplexe geschieht, bleibt noch zu klären. Es wurde schon erwähnt (vgl. oben S. 72, 77), daß es zumindest bei Formen mit basal gerichteten Apikalfortsätzen am Aedeagus zu Komplikationen kommt, da der Aedeagus wie eine Harpune im weiblichen Genitalraum steckt. Als transitorisches Stadium, wahrscheinlich zu Anfang der Trennung, wäre auch eine muskuläre Verformung der Gestalt des von Muskeln umgebenen weiblichen Genitalraums möglich, wobei der Aedeagus i.d.R. unverletzt herausgezogen werden kann. Hier bleiben weitere Untersuchungen abzuwarten, die aber wegen der Undurchsichtigkeit der Strukturen große, experimentelle Schwierigkeiten zu überwinden haben.

Ein Vergleich der männlichen und weiblichen Genitalarmaturen hinsichtlich ihrer Ausstattung mit Sinnesborsten zeigt, daß das Männchen bei der Kopulation der aktive Partner ist:

Sinnesborsten findet man beim ♂ außen und innen auf den Subgenitalplatten, am Pygofor, an der Außenkante des Stylus und auf der dorsalen Fläche der Apophysenbasis, sowie im Genitalphragma; beim ♀ kommen Sinnesborsten nur am Pygofor vor.

Die Ergebnisse der funktionsmorphologischen Untersuchungen der Genitalarmaturen werfen drei Fragenkomplexe auf:

1. Wie ist die Herausbildung der z. T. hochgradig komplexen Strukturen in den Genitalarmaturen beider Geschlechter in der Evolution zu denken? Welchen Einfluß übt die evolutive Veränderung der Strukturen eines Partners auf die funktionskorrelierten Strukturen des anderen Partners aus? Wie ist die Tatsache zu berücksichtigen, daß die weiblichen Genitalarmaturen hauptsächlich unter dem Selektionsausdruck stehen, der aus der Eiablagefunktion und nicht der Kopulation stammt?
2. Welche biologische Bedeutung ist der Komplementarität der Genitalarmaturen zuzumessen? Muß man hier an die Wirksamkeit eines "Schlüssel-Schloß-Prinzips" denken, oder ist so nur eine Vervollkommnung der Verklammerungs-

mechanismen erreicht worden?

3. Durch die spezifische Funktion mancher Teile der weiblichen und männlichen Genitalarmaturen ist mit dem Auftreten funktionsbedingter Homologien an verschiedenen Strukturen zu rechnen, deren Erkennung als konvergente Bildungen umso schwieriger ist, je strukturärmer die entsprechenden Teile sind. Wie kann man solche Konvergenzen indirekt erschließen?

Diese Fragen müssen im folgenden Kapitel über die Phylogenie der Gattung *Jassargus* diskutiert werden.

## 6. Phylogenie und Taxonomie

Vor dem Versuch, die phylogenetischen Beziehungen innerhalb des Tribus Paralimnini hinsichtlich der Angehörigen des Genus *Jassargus* ZV. zu klären, müssen noch zwei Vorfragen behandelt werden. Die erste befaßt sich mit der Differenzierung der Genitalarmaturen im Zuge des Speziationsprozesses, die zweite behandelt einige praktische Probleme, die bei der Rekonstruktion der Phylogenese in diesem Strukturbereich auftreten.

### 6.1 Speziation und Differenzierung der Genitalarmaturen:

Bei genauerer Betrachtung birgt die Tatsache noch einige ungeklärte Fragen, die die Genitalarmaturen für die Taxonomie von so großer Bedeutung gemacht hat; nämlich ihr hoher interspezifischer Differenzierungsgrad bei gleichzeitiger, im Vergleich zu anderen strukturellen Merkmalen<sup>1)</sup>, großer intraspezifischer Konstanz. Wie ist die Entstehung dieses Phänomens zu erklären?

---

1) Im hier untersuchten Bereich zeigen die anderen Merkmale bei geringerem Differenzierungsgrad meist einen höheren Grad an Variabilität. Bisher liegen nur wenige Untersuchungen darüber vor, welche Merkmale modifikativ und welche genetisch variieren. MÜLLER (1954) konnte modifikativ bewirkte Variabilität für Körpergröße, Flügelform und -färbung, sowie Gestalt der männlichen Genitalarmaturen bei *Euscelis spec.* (FALL.) nachweisen. Für andere Cicadelliden-Taxa ist es auf Grund von Freilandbeobachtungen wahrscheinlich, daß bestimmte Unterschiede in Korrelation mit Umweltfaktoren modifikativ entstanden sind. Für die meisten Taxa der Cicadelliden fehlen entsprechende Daten.

Für große Konstanz struktureller Merkmale ist i. a. ein hoher Selektionsdruck verantwortlich zu machen. Er würde bei den Genitalarmaturen z. B. bei der Realisation eines Schlüssel-Schloß-Prinzips vorliegen, d. h. einer strukturellen Inkompatibilität der Genitalarmaturen zwischen den Sexualpartnern verschiedener, wenn auch eng verwandeter Spezies.

Untersuchungen aus vielen Klassen des Tierreichs haben inzwischen belegen können, daß morphologische Bastardierungssperren als "mating-mechanisms" (sensu OSCHKE, bei KRAUS 1968) bei fast allen Organismen eine derartig untergeordnete Rolle spielen, daß sie gegenüber den tatsächlich wirksamen Isolationsmechanismen kaum ins Gewicht fallen. Bei einigen Ausnahmen wird z. Zt. allerdings die Wirksamkeit eines Schlüssel-Schloß-Prinzips<sup>1)</sup> noch diskutiert: nach REISS (bei KRAUS 1968) scheint bei Chironomiden (Diptera) in Biotypen mit hoher Populationsdichte das vorhandene Repertoire der sonst wirksamen Bastardierungssperren erschöpft zu sein, so daß gewissermaßen als letzte Möglichkeit Genvermischung durch strukturelle Inkompatibilität der Genitalarmaturen verschiedener Taxa verhindert zu werden scheint. Auch STATZNER will für einige zentralafrikanische Trichopteren-Taxa, für die er "eine Phase intensiver Speziation" annimmt, die Existenz von Isolationsmechanismen auf der Grundlage von Genitalstrukturen als primäre Schranke nicht ausschließen (STATZNER 1974: 391 ff). Als effektive Isolationsmechanismen, die wahrscheinlich als "premating mechanisms" (MAYR 1963: 92 f) wie eine Reihe gestaffelter Hürden nacheinander wirksam werden, wirken bei Cicadelliden offenbar ethologische Faktoren

---

1) Eine ausführliche Darstellung dieser Problematik und eine Literaturübersicht findet man bei KRAUS 1968 und bei KUNZE 1959 (377 ff); letzterer hat diese Frage u. a. für die Cicadellide *Euscelis spec.* diskutiert.

wie artspezifischer(Wechsel-) Gesang und sensorische Reize beim Vorspiel zur Kopulation (vgl. STRÜBING 1958; 1965: 291 f).

Abgesehen von den genannten Ausnahmen wären die Genitalarmaturen, zumal sie  $\pm$  verdeckt im Körperinnern liegen, einem starken, direkten Selektionsdruck entzogen. Es ist zu bedenken, daß die Evolution nicht nach dem Alles-oder-nichts -Gesetz abläuft, sondern nach dem Prinzip schrittweiser funktioneller Verbesserung. Bei der Ausbildung von Paßformen zwischen den Genitalarmaturen kann schon eine leichte Verbesserung hinsichtlich der Verklammerungsmechanismen oder des LöSENS der Kopula positiv selektioniert werden. Die in diesem Zusammenhang häufiger gebrauchte Formulierung, die Genitalarmaturen lägen "im Windschatten der Evolution" (A. REMANE bei KRAUS 1968), ist daher nur bedingt zutreffend.

Geringfügige, primär atelische strukturelle Veränderungen können als erste Anzeichen einer genetischen Differenzierung an den Genitalorganen besonders leicht in Erscheinung treten und im Zuge weiterer Umbildung funktionelle Bedeutung erlangen (KRAUS 1968: 27 f). Unter diesem Aspekt könnten strukturelle Differenzierungen der Genitalarmaturen gleichsam als "Matrizen" angesehen werden, in denen sich die Einheitlichkeit bzw. Unterschiedlichkeit des Genpools der Taxa widerspiegelt (KRAUS l. c. S. 37). Gleichwohl sollte man nach diesen Ergebnissen eine sehr viele höhere Variabilität erwarten, als dies in Wirklichkeit der Fall ist. Auch bei den hier untersuchten Cicadelliden-Taxa sind die Genitalarmaturen in ihrer Ausbildung konstanter als sie es zu sein brauchten. Dieses Problem findet man in der Literatur (STEFFAN 1961: 257 ff) durch das Zusammenwirken zweier Mechanismen erklärt: mit der Annahme von hochpolygener Bedingtheit der Genitalarmaturen, wie sie KOSSWIG (1959) für Einzelmerkmale der zu Gonopodien umgebildeten Afterflossen der Xiphophorini (Pisces) nachweisen konnte, erklärt man die geringe Variabilität durch gleichsinnige, aber nicht

additive Genwirkung. Mutationen einzelner Gene, die zu funktionellen Störungen führen würden, werden durch die unveränderte Wirkung der anderen Gene kompensiert. Andererseits ist durch die Annahme von pleiotroper Wirkung, zumindest eines (größerem) Teils dieser Gene die Differenzierung der Genitalarmaturen denkbar, wenn der auf dem anderen, nicht die Genitalstruktur bedingenden "Phänanteil" liegende hohe Selektionsdruck eine + große Veränderung der Genitalarmaturen erzwingt. Die Merkmalsausprägung des nicht die Genitalarmatur betreffenden Genanteils (z. B. Färbung, Körpergröße o. a.) stellt möglicherweise durch seine Bedeutung für die ökologische Einmischung die eigentlich Ursache der Art-differenzierung dar (STEFFAN l. c., S. 258 f). Die Differenzierung der Genitalarmaturen würde demnach (zumindest weitgehend) immer nach + abgeschlossenem Speziationsprozeß erfolgen und die Ausbildung bestimmter Strukturkorrelationen zwischen den Geschlechtern im Zuge einer parallelen Evolution, über deren Verlauf wir z. Zt. noch sehr wenig wissen.

Trends (sensu STAMMER 1959) im Bau der Genitalarmaturen sind häufiger beobachtet worden (Beispiele bei KRAUS l. c., S 34 f). Ihre Bedeutung liegt zumeist in der Perfektion von Verklammerungs- und Übertragungsmechanismen; solche auf Perfektion zielende Prozesse können unabhängig von der Umwelt ablaufen, pleiotrope Genwirkung muß für sie nicht angenommen werden.

Trends in der Ausbildung der männlichen Genitalarmaturen beobachtete STEFFAN bei Dryopiden (Coleoptera), die er aber mit der geographischen Verbreitung und ökologischen Einmischung meinte in Korrelation setzen zu können. Er deutete diese Trends somit als "primär geographische und ökologische Spezialisationsreihen, die durch Orthoselektion herausgebildet wurden ... und erst sekundär ... (durch die genetische Koppelung über pleiotrope Gene) ... zur Ausbildung ... genitalmorphologischer Formenreihen" führten (STEFFAN l. c., S. 259).

Im Verlauf der eigenen Untersuchungen sind zu diesem Problembereich einige Fragen aufgebrochen. Um die Diskussion über diese Phänomene anzuregen, sollen sie hier angeführt werden, auch wenn z. Zt. keine über das Konzept STEFFAN's hinausgehende Antworten gegeben werden können.

1. Bei dem im Vergleich zu anderen Merkmalen auffallend hohen Differenzierungsgrad der Genitalarmaturen auch bei enger verwandten Taxa wird die Frage akut nach den Zeiträumen, die für solche Differenzierungsprozesse zur Verfügung stehen. Nimmt man die polygene Bedingtheit der Strukturen an, die für Insekten aber anscheinend noch nicht experimentell bewiesen oder bestätigt wurde, dann kann nur eine + große Anzahl von gleichsinnig wirkenden mutativen Veränderungen einen + deutlichen morphologischen Strukturwandel verursachen. Die Häufigkeit solcher gerichtet wirkenden Mutationen dürfte im Vergleich zu den anderen, ungerichteten sehr viel geringer sein. Wenn, wie angenommen, dazu noch ein Teil dieser Gene pleiotrop wirkt und der nicht die Genitalarmaturen bedingende Genanteil einem + starken Selektionsdruck aus anderen Funktionskreisen unterliegt, dann muß die Häufigkeit sich gleichsinnig auswirkender Mutationen weiter abnehmen. Denn die vorausgesetzte Pleiotropie der Gene muß Merkmalsveränderungen erwarten lassen, die sich morphologisch in allen möglichen verschiedenen Richtungen auswirken, ebenso wie in ganz verschiedenen Funktionskreisen.

Der hohe Differenzierungsgrad kann aber nur durch (zahlreiche) gleichsinnig wirkende Mutationen in einer bestimmten Zeitspanne ausgebildet werden. Im Falle der hier untersuchten, vorwiegend an Gramineen und Cyperaceen lebenden Paralimninen wird diese Zeit "nach vorn" durch das Auftreten dieser Pflanzengruppe begrenzt; nämlich durch das Aufkommen und die Verbreitung der Gramineen in der oberen Kreide vor rund 120 Millionen Jahren (GOTHAN & WEYLAND 1964: 396). Trotz dieser großen Zeitspanne muß gefragt werden, ob die beobachtete geringe Variabilität der Genitalarmaturen in

den Größenordnungen liegt, die zu erwarten wären<sup>1)</sup>, wenn man sich folgendes klar macht: hohe Differenzierung ist nur durch eine hohe Mutabilität zu erreichen, d. h. bezogen auf die Zeit durch einen raschen Evolutionsablauf; rasche Evolution, also eine große Zahl von Speziationsprozessen, sollte sich aber in einer großen Variabilität der Strukturen niederschlagen, die aber nicht beobachtet wird.

Wollte man nicht das Auftreten von "Evolutionsschüben" annehmen, bei denen auf eine Differenzierungsphase mit großer morphologischer Variabilität eine mit großer Formkonstanz folgt, dann hat es den Anschein, als sei die vorliegende hohe Formkonstanz der Strukturen größer als zu erwarten<sup>2)</sup>. Man müßte längere Zeitspannen bei der Annahme eines gleichförmigen Ablaufs der Differenzierungsprozesse ansetzen, als sie nach den obigen Überlegungen über die zur Verfügung stehende Zeit vorhanden sind.

---

1) Mit VILLWOLK (1966) ist darauf hinzuweisen, daß trotz der bekannten Beispiele für relativ rasche sexuelle Isolation und damit für die Dauer von Speziationsprozessen für Evertebraten und Wirbeltiere in den Größenordnungen von 0,5 - 1,0 Mill. Jahren keine allgemein verbindlichen Annahmen über die Zeitspanne der Artentstehung möglich sind.

2) In diesem Zusammenhang sei auf das von PEUS (1966: 74) für Siphonaptera beschriebene Phänomen geographischer Merkmals**progression** hingewiesen: in sukzessive vom Ausbreitungszentrum der Spezies aus folgenden Zonen treten verschiedene Merkmalsausprägungen ohne Übergangsformen auf, ohne daß ein durch die Umwelt (Klima etc.) hervorgerufenes Faktorengefälle damit korreliert werden könnte. Mit pleiotroper Genwirkung ist dieses Phänomen nicht erklärt.

Zur weiteren Klärung dieser Fragen müßten folgende Probleme untersucht werden:

- a) In welcher Weise sind Genitalarmaturen bei Insekten polygen bedingt?
- b) Wieviele Gene müssen bei polygener Verankerung mutieren, um beobachtbare Formveränderungen hervorzurufen? Wie groß ist die Wahrscheinlichkeit solcher Mutationen, die gleichsinnig wirken müssen? Welche Zeiträume sind dafür anzusetzen?

2. Da die Speziation durch ökologische Einnischung und andere Spezialisierungen erfolgt, muß man auch bei nächst verwandten Arten für die eine z. B. neue Nahrungspräferenzen, für die andere neues Brutverhalten, für eine dritte anderes Dormanzverhalten u.dgl. m. als Ursache der Speziation annehmen. Dies würde bedeuten, daß die pleiotropen, für die Ausbildung der Genitalarmaturen mitverantwortlichen Genkomplexe mit dem anderen von ihnen gesteuerten Phänanteil von Art zu Art in ganz verschiedenen Funktionsbereichen lägen. Bei nahe verwandten Arten ist die genetische Konstitution aber sehr ähnlich und die Möglichkeiten für verschiedene Entwicklungsrichtungen damit begrenzt. Ist unter diesem Aspekt trotzdem die hohe Differenzierung der Genitalarmaturen allein durch pleiotrope Genwirkung bzw. durch entsprechende Mutationen wahrscheinlich?

3. Formkonstanz und Differenzierung der Genitalarmaturen werden bisher als Nebenprodukte anderer, starkem Selektionsdruck unterliegender Funktionskreise verstanden. Wie aber führen diese "Nebenwirkungen" zur Ausbildung der z. T. hochgradig komplementären Strukturen der männlichen und weiblichen Genitalarmaturen? Nachgewiesenermaßen besteht dazu keine Notwendigkeit (vgl. oben S. 32, 112) und in vielen Fällen wird sie auch nicht entwickelt.

Der Zwang zur Ausbildung einer Mindestpaßform ist aus biologischen Gründen gegeben und bedarf keiner Erklärung. Auf die Möglichkeit einer selektiven Förderung anfänglich atelischer Bildungen wurde schon hingewiesen (vgl. S. 112).

Nicht geklärt ist dagegen die Frage, welcher der beiden Geschlechtspartner als erster die Struktur ausbildet, für die dann beim anderen entsprechende Veränderungen entwickelt werden müssen. Wegen des Selektionsdrucks aus dem Funktionskreis "Eiablage" auf die weibliche Genitalarmatur wäre hier eine primäre, von außen gesteuerte und gesicherte Abwandlung möglich (vgl. z. B. J. cordiger und J. sursumflexus, wo durch die Verlängerung der G VIII-Basis größere Muskelansatzfläche geboten würde, die das Erschließen neuer, widerstandsfähiger Eiablagessubstrate erlaubte). Aber die Phänomene lassen sich nicht alle unter diesem Aspekt erklären (vgl. z. B. die weit ausgeschnittene Basis des Ovipositors von J. bisulatus, die sicherlich keine Anpassung an die Eiablage darstellt). Auch hier ergeben sich wieder Schwierigkeiten bei der Annahme pleiotroper Genwirkungen angesichts der Forderung nach gleichsinnig wirkenden Mutationen. Die biologische Bedeutung solcher Paßformen, die deswegen auch positiv selektioniert werden können, liegt in der Perfektionierung der Kopulation, da auf diese Weise zahlreiche, detaillierte Rückmeldungen über Verlauf und Erfolg verschiedener Kopulationsphasen erreicht werden. Die Existenz von Taxa ohne solche hoch komplementären Strukturen beweist jedoch, daß es auch anders geht.

Der Versuch, Differenzierung und Formkonstanz der Genitalarmaturen durch Polygenie und Pleiotropie zu erklären, vermag zwar die Differenzierung und die Formkonstanz jeweils für sich zu erklären; er weist aber Mängel auf, wenn es um die strenge Verbindung von beiden geht. Weitere Untersuchungen, die neue Erkenntnisse zur genetischen Verankerung der Genitalarmaturen liefern, bleiben daher abzuwarten.

## 6.2 Anmerkungen zu einigen praktischen Problemen der Stammesgeschichtsforschung:

Unbeschadet der oben aufgeworfenen Fragen müssen wir in der Praxis u. a. die Genitalarmaturen wegen ihrer hohen Differenzierung zur Grundlage für phylogenetische Überlegungen machen, da es kaum andere verwertbare Merkmale gibt. Die dabei auftretenden Schwierigkeiten sollen hier in einem größeren Zusammenhang erörtert werden.

Die konsequente Anwendung des "biologisch" definierten Art-Begriffs, der die Art als eine natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft faßt, auf den Evolutionsprozeß hat zur Folge, daß Stammesgeschichte erkannt wird als die genealogische Beziehung solcher Fortpflanzungsgemeinschaften und daß die Erforschung der Stammesgeschichte das Aufdecken dieser genealogischen Beziehungen als erstes Ziel hat (vgl. HENNIG 1969: 16, 32 f). Als eine genetische Organisationsform liegt die Bedeutung der Art darin, einen "großen Zuwachs an Variabilität unter Beibehaltung der für ein richtiges Funktionieren notwendigen Stabilität" zu ermöglichen (PETERS 1970: 13). Aber das anatomische, morphologische, physiologische und ethologische Merkmale vereinigende Phän ist der Ort, an dem die Selektion ansetzt, um eine bestimmte genetische Organisation zu stabilisieren oder auszulöschen.

Bei der Aufspaltung von Arten (d. h. + einheitlichen Genotypen) in neue Fortpflanzungsgemeinschaften gehen die Einzelmerkmale zum größeren Teil unverändert, zum weitaus geringeren Teil + stark abgewandelt auf die Folgearten über. Auf diese Weise zeigen diese immer ein Mosaik von ursprünglichen, unveränderten, plesiomorphen und + stark abgewandelten, apomorphen Merkmalsausprägungen (HENNIG 1969: 19 f). Dies ist die wesentliche Voraussetzung der von HENNIG entwickelten Methode zur Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen verschiedenen Taxa. Verwandtschaft, im Sinne der genealo-

gischen Beziehung, kann dann als begründet angesehen werden, wenn alle Mitglieder der zu vergleichenden Gruppen mindestens ein, am besten mehrere voneinander unabhängige, vom Grundbauplan abgeleitete Merkmale aus verschiedenen Funktionskreisen als Syn-Apomorphien aufzuweisen haben. Beim Aufsuchen dieser Merkmale ist kein Merkmalskomplex eo ipso höher wertig als ein anderer.

Die rein genealogisch definierte Verwandtschaft begründet dann einen eindeutigen, enkaptischen Stammbaum, wenn die begründenden (Syn-) Apomorphien eindeutig als einmalige und nicht als konvergente, mehrfach unabhängig voneinander entstandene Merkmalsumbildungen gesichert werden können. Die Bewertung eines Merkmals als relativ plesio- oder apomorph soll nicht (in erster Linie) eine unterschiedliche Evolutionshöhe feststellen, sondern die relative (!) Sequenz der Merkmalsumbildungen angeben<sup>1)</sup>.

DARLINGTON weist jedoch zu Recht darauf hin, daß die Feststellung der "relativen Sequenz" in der Praxis nicht anders durchgeführt werden kann als durch Abschätzung des Differenzierungsgrades und begründete Annahmen der Entwicklungsrichtung, die aus vergleichenden Untersuchungen anderer Taxa gewonnen werden (DARLINGTON 1970: 8 f). Andere Kriterien zur Bestimmung des Zeitpunktes, zu dem die Merkmalsumbildung geschah, fehlen ja in der Regel. Die Bewertung eines Merkmals erfolgt demnach zunächst nach den in der Phylogenie üblichen Homologiekriterien (vgl. dazu A. REMANE 1952: 28 ff, 344), deren Anwendung in bestimmten Bereichen aber auf erhebliche

---

1) Zur Kritik an der kladistischen Methode sei hier nur auf die Darstellungen bei MAYR (1969 b: 70-77, 211-217) und DARLINGTON (1970) verwiesen. Es ist aber festzuhalten, daß ungeachtet aller weiterreichenden Implikationen HENNIG's Prinzip, die Verwandtschaft von Taxa durch die Analyse der relativen Merkmalssequenz zu ermitteln, im vorliegenden Fall sinnvoll und fruchtbar ist. Auf dem hier zu behandelnden Differenzierungs- und Verwandtschaftsniveau sind die in der Diskussion strittigen Begriffe von "genetischer und genealogischer Verwandtschaft" praktisch identisch (vgl. MAYR 1969 b: 70).

Schwierigkeiten stößt. Zum einen ist dies der Fall bei solchen Formen, die einander sehr unähnlich sind; zum anderen aber - und dieser Fall liegt hier vor - bei untereinander nächst verwandten Formen, bei denen die Baupläne in der Regel weitgehend übereinstimmen und nur in wenigen Bereichen Unterschiede zeigen (R. REMANE 1967: 16).

Besonders in strukturarmen Bereichen ist meist nur schwer mit Sicherheit zu entscheiden, ob die zu vergleichenden Strukturen homolog oder homoiolog (nur Ähnlichkeiten von in Bau und Funktion homologen Organen) sind oder ob die Unterschiede der Merkmale als relativ plesio- oder apomorph anzusehen sind.

Viele Autoren<sup>1)</sup> haben betont, daß die Schwierigkeit im Speziesbereich besonders in der Festlegung der Entwicklungsrichtung liegt: bei sonst homologen Organen sind die Unterschiede oft nur gradueller Art (häufig nur erkennbar als einfache quantitative Verschiebungen). Die Angabe der Merkmalsprogression, d. h. die Entwicklungsrichtungen derart wenig differenzierter Merkmale ist beim Fehlen anderer Kriterien stark behindert. Meist ist zur einen auch immer die entgegengesetzte andere Entwicklungsrichtung mit guten Gründen denkbar.

Dies bedeutet für die Praxis, daß die Entscheidung über Merkmalshomologien umso eindeutiger gelingt, je bestimmter durch einen Vergleich mit möglichst vielen Taxa, die aus

---

1) U. a. auch R. REMANE 1959: 385 f, 1961: 132. Besonders SCHLEE 1971 hat die praktische Anwendung der von HENNIG entwickelten Methode deutlich herausgearbeitet und Kriterien zur Bewertung von Merkmalen diskutiert: komplizierte Strukturen eignen sich i. a. gut für die Entscheidung zwischen Apomorphie und Konvergenz (S. 21); die Konvergenzwahrscheinlichkeit ist groß bei graduellen Abweichungen, strukturarmen Gebilden großer Variationsbreite innerhalb des Taxons und Merkmalen mit direkt oder indirekt erkennbarer Umweltabhängigkeit (S. 23).

anderen Gründen sicher nicht nächstverwandt sind, eine Konvergenz ausgeschlossen oder im Gegenteil wahrscheinlich gemacht werden kann. Will man ein allzu subjektiv gefärbtes Urteil vermeiden, so wird man für die Entwicklungsrichtungen dieser Strukturen häufig nur mehrere Denkmöglichkeiten aufzeigen können.

### 6.3 Die Stellung innerhalb des Tribus Paralimnini DIST.

(die Variationsbreite der Merkmale):

Die Gattung Jassargus umfaßt ein breites Spektrum von unterschiedlich hoch differenzierten Formen, wobei die Hauptunterschiede im Bereich der Genitalarmaturen liegen. Alle anderen Merkmalskomplexe wie Körpergröße und -proportionen, Scheitelform, Tibienbedornung, Grad des Pterygopolymorphismus, Flügeladerung, -zeichnung und -färbung sind überaus variabel. Wenn es nicht gelingt, durch den Aufweis einer Autapomorphie die Einheitlichkeit des Genus zu begründen, dann muß die Para- bzw. Polyphylie des Genus diskutiert werden.

Paraphylie ist bewiesen, wenn sich solche Taxa finden lassen, die in einem Merkmal mit Jassargus symplesiomorph sind, in einem anderen aber apomorpher als Teilgruppen des Taxons und wenn aufgrund der angenommenen Entwicklungsrichtungen sie als selbständige Entwicklungslinie aus der Basis des Taxons abzuleiten wären. Paraphylie läge auch dann vor, wenn ein Taxon in einem Merkmal synapomorph mit einer Teilgruppe von Jassargus wäre, in einem anderen aber apomorpher. Die Autapomorphie wäre dann aus dem Merkmalskomplex von Jassargus abzuleiten und ein solches Taxon unserem Genus zuzurechnen.

Bei Polyphylie müßten Spezies oder Teilgruppen von Jassargus solchen Taxa zugerechnet werden, die in einer Hinsicht plesiomorpher, in anderer Hinsicht apomorpher wären.

Als mögliche Ahnengruppen, aus denen Jassargus abzuleiten wäre, kommen alle Taxa in Frage, die eindeutig plesiomorpher, möglicherweise in Sonderbildungen, die dann besonders diskutiert werden müßten, anders apomorpher als Jassargus sind.

Solche Merkmalsanalysen sind für die Paralimninen noch nicht durchgeführt worden. Zwar wollten Autoren wie RIBAUT (1952) und OMAN (1949) möglichst "natürliche" Taxa schaffen, aber auch sie lassen streng phylogenetisch orientierte Untersuchungen über die Merkmalsausprägungen vermissen. Vor allem von jüngeren Autoren sind dann mehr nach der Kombination von Merkmalen als durch methodisch exakte Merkmalsdiskussion und kladistische Analyse zahlreiche Genera beschrieben worden, so daß jetzt mehr als 90 Genera mit vermutlich mehr als 800 Spezies vorliegen, über deren phylogenetischen Zusammenhang kaum etwas bekannt ist. Die Einheitlichkeit des Tribus wird lediglich durch den speziellen Bau des Konnektivs als Autapomorphie begründet (EMEL'YANOV 1962).

Es ist daher unumgänglich, eine möglichst umfassende Merkmalsanalyse der Paralimnini durchzuführen. Diese Aufgabe ist aber z. Zt. und im Rahmen dieser Studie unmöglich durchzuführen, da das Material viel zu umfangreich ist und die Angabe möglicher Entwicklungsrichtungen ohne Kenntnis der Funktionsmorphologie nur hypothetisch sein kann. Die eigenen funktionsmorphologischen Untersuchungen stellen mit den Arbeiten anderer Autoren über Eiablage-mechanismen und Funktionsanatomie nur eine sehr schmale Basis zur Beurteilung der Verhältnisse dar.

Die Untersuchungen HALKKA's (1957, 1959) über Chromosomenzahl und -gestalt auch bei Paralimninen-Genera ergaben, daß der ganze Tribus karyologisch sehr einheitlich organisiert ist: fast alle Taxa weisen im haploiden Satz 9-10 Chromosomen von sehr einheitlicher Gestalt auf (J. flori und J. allobrogicus mit 9 Chromosomen; Geschlechtsbestimmung nach dem "XO-Typ" - HALKKA 1959).

Da die Gene nicht omnipotent und nur zu begrenzten Entwicklungen fähig sind, bedeutet diese einheitliche genetische Konstitution, daß die Wahrscheinlichkeit sehr hoch sein wird für die Bildung konvergenter, speziellen Funktionen angepaßten und darum ähnlicher Strukturen. Das praktische Unvermögen, Konvergenzen als solche zu erkennen,

bedeutet für die phylogenetische Analyse, daß mit jeder Annahme über die Entwicklungsrichtung eines Merkmals die Annahme konvergenter Bildungen in anderen Merkmalen zu treffen ist.

Erschwerend wirken in diesem Zusammenhang die oft unzureichenden und unvollständigen Beschreibungen der Paralimninen-Taxa in der Literatur, die viele für phylogenetische Untersuchungen wichtige Details unberücksichtigt lassen (besonders das Analrohr und den Pygofor); die Abbildungen lassen nur selten Rückschlüsse auf nicht im Text beschriebene Strukturen mit genügender Klarheit zu.

Um die bei Jassargus anzutreffende Variationsbreite der Merkmale beurteilen zu können, soll dennoch, unter Einbeziehung der aus der Nearktis beschriebenen Taxa, ein Vergleich mit der innerhalb des Tribus beobachtbaren Variationsbreite der Merkmale unternommen werden.

1. Flügel: Hinsichtlich der Form des Vorderflügelhinterrandes und der Aderung nimmt Jassargus eine relativ plesiomorphe Stellung ein; ein Pterygopolymorphismus ist noch nicht weit entwickelt, man findet eine gemäßigte Brachypterie (vgl. Abb. O.2). Die Flügelzeichnung ist ein plesiomorpher Typ der Ocellierung, wie man ihn häufig auch bei Euscelini und Deltocephalini antrifft. Aus diesem Typ wären leicht andere Formen abzuleiten; Jassargus aus anderen, apomorpher geaderten oder gefärbten abzuleiten, scheint dagegen nicht möglich.

2. Tibienbedornung: Als plesiomorph haben ohne Zweifel solche Formen mit gleicher,  $\pm$  hoher Dornenzahl (4-5 Dornen je Reihe) zu gelten; abgeleitet scheinen hingegen solche mit sehr ungleicher (1:4) oder sehr geringer Zahl (1:1) zu sein. Da aber diese Typen in vielen Paralimninen-, Euscelinen- und Deltocephalinen-Genera vorkommen, kann man sie nicht als Synapomorphien, sondern lediglich als Anzeiger einer gewissen Evolutionshöhe ansehen. Wie viele andere Paralimninen-Genera zeigt Jassargus eine Bedornung vom Typ 1:4,

wobei die Dornenzahl von Tibie zu Tibie wechseln kann. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß die Anzahl der Dornen in Relation zur Körpergröße steht: große Organismen (z. B. *Paramesus maior* HPT. mit 4:4) brauchen mehr als Sensoren dienende Dornen als kleinere (wie z. B. *Jassargus* mit 1:4).

3. Genitalsegment: Ein besonders am Ende leicht depresso Genitalsegment scheint innerhalb des Tribus plesiomorph zu sein, während stark depresso Formen wie z. B. bei *Miraldus truncatus* (MEL.) apomorph sind; ebenfalls apomorph sind stark zylindrisch verlängerte Genitalsegmente wie z. B. bei *Enantiocephalus cornutus* (H. S.), *Palus Airosus costalis* (FALL.), *Aglena ornata* (H. S.) u. a. m. Eine andere Apomorphie stellt die Verkürzung des Genitalsegments dar; hier sind zwei Entwicklungen zu beobachten:

- a) Eine generelle Verkürzung des Genitalsegments erfaßt auch die Basis und die Seitenloben des Pygofors (z. B. bei *Araldus propinquus* (FABR.), *Ebarrius cognatus* (FABR.), *Metalimnus steinii* (FIEB.) und *Pleargus pygmaeus* (HORV.); bei *Jassargus* vertreten durch *latinus*, *bucerus*, *kurdicus*).
- b) Im Sinne einer Stauchung findet die Verkürzung nur im Basisbereich des Pygofors statt und führt zu einer stärkeren Aufwölbung der Rückenfläche, + weitem Dorsalausschnitt und + steiler Stellung der Ausschnittsebene (z. B. bei *Arthaldeus striifrons* KBM., *Chelidinus* FM., *Ebarrius cognatus* (FABR.), *E. interstinctus* (FABR.), *Metalimnus steinii* (FIEB.); innerhalb *Jassargus* in der obtusivalvis-Gruppe mit *obtusivalvis*, *avennicus*, *bicorniger*, *graecobtus*, *hartigi* und bei *ucrainicus* und *firmus*.

Diese Art der Verkürzung wirkt wahrscheinlich nachhaltig auf den Bau des Analrohrs ein (vgl. unten) und dürfte einen tiefgreifenden Wandel in der Anatomie des Genitalsegments (z. B. Veränderung der Muskelbewegung) zur Folge haben.

4. Analrohr: Ein schwach kegelförmiges bis ± zylindrisches Analrohr mit einer ± weit ausgebildeten sklerotisierten Dorsalfläche darf wohl als plesiomorph gelten. Hier sind mehrere Abwandlungsrichtungen denkbar, die wahrscheinlich mit der Größe des Genitalsegments und dem Grad der antagonistischen Stellung der beiden Genitalkomplexe in der Kopulation korreliert sind:

- a) Verlängerung des Analrohrs und Vergrößerung der sklerotisierten Dorsalfläche besonders bei Verlängerung des Genitalsegments (z. B. bei *Mocuellus collinus* (BOHEM.), *Levicephalus* DE L.).
- b) Verkürzung des Dorsaldaches durch Vergrößerung des häutigen Ausschnitts an der Basis bewirkt ein weites Zurückklappen des Analrohrs, besonders bei Formen mit sehr schräg gestellter Ebene des Pygoforausschnittes und gestauchter Pygoforbasis (z. B. bei *Metalimnus steinii* (FIEB.), *Mendreus serratus* RIB., *Lebradea calamagrostidis* RE. u. v. a. m.).
- c) Verbreiterung und Abflachung besonders der Analrohrbasis ermöglicht bei verkürztem Genitalsegment ebenfalls ein weites Zurückklappen des Analrohrs (z. B. bei *Lusitanocephalus sacarroi* QUART., *Urganus chosenensis* (MATS.).

Innerhalb des Genus *Jassargus* finden wir Typ a) etwa durch *J. repletus* repräsentiert, Typ b) durch die obtusivalvis-Gruppe, *J. ucrainicus* und *J. firmus*, Typ c) in verschiedener Weise bei *Sayetus*, *Arrailus*, der *distinguendus*-Gruppe, *J. latinus* und *J. kurdicus*; insgesamt eine Tendenz zur Entwicklung apomorpher Analrohre.

5. Subgenitalplatten: Am häufigsten trifft man innerhalb des Tribus auf solche Subgenitalplatten, die ± so lang sind wie das Genitalsegment, an den distalen, verschmälerten dorsad aufgebogenen Enden zusammenstoßen und dort nicht oder nur wenig gemeinsam gerundet, sondern ± weit V-förmig ausgeschnitten sind und an den Innenkanten nicht klaffen (die Gestalt des Distalteils ist variabel oft innerhalb einer Art). Im Querschnitt bilden die Außenflächen einen ± stumpfen Winkel.

Hoch apomorphe Abwandlungen des Distalteils wie bei *Diplocolenus bohemani* ZETT., *Errastunus ocellaris* (FALL.), *Turrutus socialis* RIB. u. a. zu Greifeinrichtungen findet man bei *Jassargus* nicht. Die Gattung liegt sonst in der ganzen Variationsbreite dieses Merkmals innerhalb des Tribus.

Eine denkbare Entwicklungsrichtung ist die Verlängerung des Endteils der Subgenitalplatten, die möglicherweise im Zuge der steilen, antagonistischen Stellung des männlichen Genitalsegments in der Endphase der Kopulation als Widerlager zum Abstützen dienen und darum um so länger sein könnten, je steiler die Endstellung ist. Bei den meisten *Jassargustaxa* wären die Subgenitalplatten in dieser Hinsicht leicht apomorph, bei *J. kurdicus* sehr plesiomorph. Eine andere Entwicklungsrichtung, verkürzte, klaffende Subgenitalplatten zu bilden wie bei *Araldus propinquus* (FABR.), ist bei *Jassargus* nicht anzutreffen.

Angaben über die Entwicklungsrichtungen der Gestalt des Distalteils zu machen, ist unmöglich. Dagegen darf man die von  $180^{\circ}$  nur wenig abweichende Stellung der Außenflächen der Subgenitalplatten zueinander bei *Jassargus* wohl als eine Apomorphie ansehen; außer bei *Arthaldeus striifrons* KBM. und *Miraldus truncatus* (MEL.) bilden sie bei den Paralimninen sonst einen deutlichen stumpfen Winkel.

Die Anordnung der Makrochäten ist sehr variabel, doch dürfte die Entwicklungstendenz hier von (plesiomorph) ungeordneter zu stärker gereihter, im Extrem uniseriater Anordnung (apomorph) gehen. Dieses Merkmal besitzt wegen seiner großen innerartlichen Variationsbreiten aber nur sehr untergeordneten Wert.

6. Stylus: Von besonderem Interesse ist hier die apikale Apophyse, die in der überwältigenden Mehrheit der Fälle bei Paralimninen von sehr einheitlichem Bau ist. Als plesiomorph muß folgender Stylustyp angesehen werden:

Endteil der Apophyse  $\pm$  weit vom Hinterrand der Subgenitalplatten entfernt,  $\pm$  weit laterad gekrümmt, distal verjüngt, nicht abgeplattet, mit glattem Innenrand; eine laterale Apophyse an der Basis in Höhe der Gelenkung mit der Subgenitalplatte ist in der Regel deutlich ausgeprägt. Dieser Typ wird bei *Jassargus* am ehesten noch von *J. repletus* repräsentiert (vgl. Abb. A 15).

Ein Vergleich anderer Genera hat gezeigt, daß die Variabilität der Gestalt der Stylusapophyse auch bei näher verwandten Taxa erheblich ist, so daß eine funktionsgesteuerte Evolution verschiedener Typen unabhängig voneinander sehr wahrscheinlich ist. Die Umformung der Stylusapophysen könnte aus verschiedenen Prozessen im Zuge der Perfektionierung des Ergreifens des weiblichen Sternits VII resultieren, so daß erst weitere Analysen abgewartet werden müssen, ehe sichere Aussagen gemacht werden können. Für die von *Jassargus* eingeschlagene Entwicklungsrichtung sind immerhin zwei Wege der Entstehung denkbar:

- a) Mit der Verlängerung der Apophyse im Zuge einer Funktionsverbesserung war eine Verbreiterung der Apophysenbasis aus mechanischen Gründen notwendig. Diese Verbreiterung der Basis ebnete den lateralen Ausschnitt und schmolz die laterale Apophyse in die Basis ein; diese Form wurde demnach direkt durch Umwandlung der plesiomorphen, kurzen, gebogenen Apophysen erreicht.  
Dies würde bedeuten, daß lange, untereinander sehr ähnliche Apophysen (wie bei *J. firmus*, *J. bispinatus*, *J. bicorniger*, *J. sursumflexus* einerseits und *J. latinus*, *J. bucerus* andererseits) mehrfach konvergent entstanden wären bei solchen Taxa, die hinsichtlich anderer Merkmale ganz andere, verschiedene Entwicklungen durchgemacht haben.
- b) Durch die sekundäre Reduktion von ursprünglich langen Apophysen sind kurze, abgeflachte, an der Basis verbreiterte und am Innenrand gezähnelte Apophysen entstanden.

Die Entwicklung könnte in drei Schritten, die nicht streng sukzessiv gewesen sein müssen, abgelaufen sein:

1. Schritt: Kaudadstreckung der ursprünglich laterad gerichteten Apophyse.
2. Schritt: Verbreiterung des Endteils und ggf. Zähnelung der Innenseite im Zuge einer Funktionsverbesserung erzwingen aus mechanischen Gründen eine Verbreiterung der Basis und damit Einebnung des lateralen Ausschnitts und Einsmelzen der lateralen Apophyse.
3. Schritt: erneute, sekundäre Verkürzung der Apophyse unter Beibehalten von Abflachung, Basisbreite und konkaver, gezählelter Innenkante, die durch eine Krümmung des Distalteils nach außen u. U. etwas geglättet oder gar flach konvex wird.

Bei der Annahme dieser Entwicklung muß man mit mehrfacher, konvergenter Reduktion der Apophyse rechnen (bei Sayetus, bei der obtusivalvis-Gruppe, bei Arrailus).

Die erste Annahme a) scheint nach den bisherigen Untersuchungen die größere Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen zu können. Es muß aber betont werden, daß bei den Paralimninen Stylusformen, wie wir sie auch bei Jassargus finden, in anderen Genera mehrfach konvergent entstanden sein können, und zwar nicht nur durch einfache Verlängerung, sondern auch durch Verbreiterung der Basis und Zähnelung der Innenkante. Solche Taxa sind: Adarrus antennalis (H P T.), der aus anderen Gründen sicherlich nicht näher mit Jassargus verwandt ist, bei Lusitanocephalus sacarraoi QUART., Altaio-tettix forficula VILB., Urganus chosenensis (MATS.), Mendrausus chyzeri RIB., Ebarrius interstinctus (sensu VILBASTE 1965; nicht identisch mit E. interstinctus FIEB. sensu RIBAUT 1952), Mongolojassus andorranus (LD.) (sec. EMELYANOV (1964); LINDBERG hatte die Art 1963 als Jassargus andorranus beschrieben), Mogangella DLAB., Tigri-culus DLAB. u. a. m.

Eine andere Entwicklung, die auch zu verbreiterten Apophysen führt durch eine Verlängerung der Innenkante der Apophyse und Krümmung der Apophysenspitze zur Basis hin, wird verwirklicht bei *Mocuellus collinus* (BOHEM.), *Boreotettix spec.* LD., *Falcitettix spec.* VILB., *Gobiucellus spec.* DLAB., *Mendreus serratus* RIB. u. a. Welcher Typ von welchem anderen als apomorpher abzuleiten ist, ist unter diesen Umständen schwer zu klären. Der Bau der Stylusapophyse kann als Begründung für die Monophylie eines Taxons nicht herangezogen werden.

7. Aedeagus: Der Aedeagus ist bei allen Paralimninen + spezialisiert, so daß man nur sehr vorsichtige Erwägungen von möglichen Entwicklungsrichtungen anstellen kann. Als relativ plesiomorph wird man solche Formen ansehen dürfen, deren Aedeagus einen + V-förmigen Sockel besitzt ohne besondere Fortsätze, deren Schaft + zentral am Sockel inseriert und basal + ventro-kaudal gerichtet, sonst aber gerade ist, mit apikalem Phallotrema auf der Ventralseite. Diesen Typ zeigen sehr viele Paralimninen-Genera; bei *Jassargus* zeigen ihn noch *J. repletus* und *J. firmus* (vgl. Abb. C 15, C 28).

Bei der Umbildung dieses Typs gibt es einige, wahrscheinlich funktionsmorphologisch bedingte Abwandlungsrichtungen: Bei zentral oder basal inserierendem Schaft ist der Sockel meist V- bis U-förmig und schlüsselförmig eingesenkt, Sockelfortsätze fehlen zumeist (bei *Pleargus pygmaeus* (HORV.) und *Quartausius spec.* DLAB.<sup>1)</sup> findet man allerdings Sockelfortsätze bei V-förmigem Sockel). Sie haben ein apikal bis subapikal liegendes Phallotrema. Mit der Verlagerung der Schaftbasis an die Ventralkante des Sockels ist meist eine stärkere Dorsadkrümmung zumindest im Basisbereich verbunden.

---

1) Nach den von DLABOLA (1974: 123-125) gegebenen Abbildungen ist eine Identität mit *Deltocephalus hamatus* TH. wahrscheinlich, wie ein Vergleich mit Kopien von den nach den Typen angefertigten Zeichnungen von W. WAGNER zeigte - REMANE mündl.

Bei einer Verlagerung der Schaftbasis an den Dorsalrand des Sockels wird der mediane Teil nach außen, ventrokaudad ausgebeult und ist somit in der Lage, irgendwelche Anhänge zu tragen (vgl. z. B. obtusivalvis-Gruppe, Abb. C 5-8), die durch spezielle Abwandlungen zu komplizierten Verklammerungsorganen werden können (vgl. J. bisulatus, Abb. B 21, C 21).

Die Auswölbung des Sockels scheint mit der Länge und Krümmung des Schaftes korreliert zu sein. Bei langen, stark gebogenen Schäften müssen während der Kopulation u. U. erhebliche Hebelkräfte von der Aedeagusbasis aufgenommen werden; um dabei möglicherweise auftretende Verformungen und Brüche aufzufangen, wird durch die Auswölbung ein günstiges Oberflächenprofil<sup>1)</sup> erreicht (vgl. dazu J. alpinus neglectus mit kurzem, wenig gekrümmtem Schaft und entsprechend flachem Sockel, Abb. C 10.1, mit J. alpinus cebennicus, J. bobbicola und J. baldensis (Abb. C 10.4, C 12, C 13) mit langem, stark gekrümmtem Schaft und entsprechend gewölbtem Sockel).

Das Phallotrema liegt bei "dorsal" inserierendem Schaft apikal oder subapikal auf der Dorsalseite des Schaftes. Die Verlagerung des Phallotremas an die dorsale Seite der Schaftbasis bei gleichzeitiger Reduktion des Schaftes selbst, wie in der distinguendus-Gruppe, ist sicher eine stark apomorphe Bildung. Die Krümmung des Schaftes ist verschieden, wahrscheinlich mitbestimmt durch die Art der Kopulationsendphase.

Die häufig von den Dorsalecken des Sockels in das Genitalphragma ziehenden Sklerotisierungen wirken möglicherweise als Verstärkungen einem Einreißen des Phragmas entgegen, wenn dort während der Kopulation beim Abklappen des Aedeagus ± große Kräfte aufzufangen sind. Der geschlossene

---

1) vgl. auch die weibliche Ovipositorbasis mit ihrer Profilbildung durch die medianen und lateralen Loben der G VIII, S. 24.

Ring, den diese Sklerotisierungen im Phragma bei der obtusivalvis-Gruppe bilden, muß als besondere Spezialisierung angesehen werden, deren biologische Bedeutung aber noch nicht erkannt ist.

8. Pygoforseitenloben: Als plesiomorph können wohl solche Formen gelten, die einen undifferenzierten Rand des Lobus, ohne Verkürzung oder Verlängerung des Distalteils bei + paralleler Stellung der Seitenflächen aufweisen. Die funktionsbedingte Betonung der Ventralseite durch stärker waagerechte Lage der Seitenflächen, größere Ungleichwertigkeit von Basal- und Distalteil durch Ausbildung eines Ventraldorns und einer krenelierten Greifkante am distalen Ventralrand, die beide zusammen einen Greifmechanismus bilden, ist demgegenüber zweifellos apomorph.

Nach einem Vergleich mit anderen Paralimninen-Taxa scheint der Bau der Seitenloben bei *J. repletus* noch sehr plesiomorph zu sein. Der kleine Ventralzahn könnte als Ausgangspunkt für die anderen Formen dienen, zumal auch die Seitenflächen noch sehr senkrecht, parallel zueinander stehen. Andererseits ist der Endteil speziell abgewandelt, wie man ihn auch z. B. bei *Miraldus truncatus* (MEL.) und *Aglena ornata* (H. S.) finden kann.

Zur Umgestaltung des plesiomorphen Typs gibt es zahlreiche Möglichkeiten, die allesamt apomorph wären:

Reduktion der Pygoforseitenloben, damit Endständigkeit des Ventraldorns (z. B. bei *J. latinus*, *J. bucerus*, *J. kurdicus*). Zu unterscheiden sind dabei solche Taxa, bei denen die distale Kante der Seitenloben zu einem kaudo-dorsad oder kaudo-ventrad gekrümmten Fortsatz ausgebildet ist, wie z. B. bei *Diplocolenus Verdanus abdominalis* (FABR.). Solche Taxa von *Jassargus*-Spezies abzuleiten, erscheint z. Zt. unmöglich, da hier ein ganz anderes Prinzip verwirklicht ist. Wohl aber wären Formen wie *Turrutus socialis* RIB., *Mendreus serratus* RIB., *Arthaldeus striifrons* KBM und *Lebradea calamagrostidis* RE. hier ableitbar, da sie ähnliche Strukturen zeigen.

Da eine stärkere Einwärtskrümmung und dorsale Ausrichtung des Ventraldorns zur Verankerung des Pygofors am vorderen Rand der Ovipositorbasis dort entsprechende Bildungen hervorrufen muß, dürften solche Formen apomorph sein. Da diese Strukturen hochgradig funktionsbedingt sind, sind Konvergenzen wohl eher die Regel als zufällige Ausnahmen.

Ebenfalls apomorphe Sonderbildung ist die extreme Verlagerung des Ventraldorns kaudal zur Spitze des Seitenlobus mit der Funktion, eine verlängerte Ovipositorbasis unter dem Sternit VII hervorzuheben und die dorsal gelegene, weibliche Kopulationsöffnung auf diese Weise zugänglich zu machen (vgl. Sayetus).

Ob in der Entwicklung des Ventraldorns und der funktionskorrelierten Partien des Seitenlobus eine Insertion des Ventraldorns in der Mitte des Ventralrandes ursprünglich ist oder eine Folge der Einwärtskrümmung des Ventraldorns, die aus funktionellen Gründen eine ventrale Verlagerung vorher mehr distal stehender Dornen nach sich zog, kann z. Zt. mit Sicherheit nicht entschieden werden; wahrscheinlich ist die erste Möglichkeit.

Unter den Paralimninen finden sich zahlreiche Taxa mit bewehrtem Ventralrand des Pygofors. Da wir über die Entwicklung der vermutlich auch hier vorhandenen Greifmechanismen noch sehr wenig wissen, muß die Entscheidung über relative Plesio- oder Apomorphie solcher Strukturen offen bleiben.

Vielleicht kann man aber dennoch versuchen, solche Taxa einer selbständigen Entwicklungslinie zuzurechnen, bei denen ein eventuell auftretender Ventraldorn nicht nach innen und + kaudo-dorsad, sondern nach außen und ventrad gerichtet ist, wie man ihn z. B. findet bei: *Lebradea calamagrostidis* RE, *Metalimnus steinii* (FIEB.), *Mongolajassus andorranus* (LD.), *Palus edwardsi* (LD.), *Paralimnus spec.*MATS., *Altaiotettix forficula* VILB., *Boreotettix spec.*LD., *Falcitettix spec.*VILB., *Cleptochiton spec.*EM., *Calamotettix spec.*EM., *Gobicuellus spec.*DLAB., *Hebecephalus*

spec. DE L., *Mogangella* spec. DLAB. und *Praganus* spec. DLAB. Hier scheint ein anderer Greifmechanismus entwickelt zu sein.

Hingegen gibt es auch Taxa mit einem kaudal zur Mitte des Genitalsegments gerichteten Ventraldorn, die ähnlich apomorph gebaut sind wie *Jassargus*: *Urganus chosenensis* (MATS.), *Parargus* spec. EM., *Rosenus* spec. OM., *Arthaldeus striifrons* KBM., *Enantiocephalus cornutus* (H. S.), *Mendreus serratus* RIB., *Palus Airo-sus costalis* (FALL.), *Sorhoanus* spec. RIB., *Rhoanus* spec. DLAB., *Lusitanocephalus* spec. QUART., *Quartausius dalmatinus* DLAB.; auch die nearktisch verbreitete Gattung *Latalus* DE L. SL. wäre hier zu nennen.

Im Bau der weiblichen Genitalarmaturen stoßen wir auf viele, phylogenetisch wenig aussagekräftige Merkmale. Zum einen sind die Strukturen sehr einförmig und relativ merkmalsarm, zum anderen wissen wir über die Entwicklungsrichtungen und die möglichen Konvergenzen noch sehr wenig. Die in diesem Zusammenhang zum Vergleich untersuchten ♀♀ von 34 anderen Paralimninen-Spezies (aus 29 Genera), legen die Vermutung nahe, daß es hier wie bei den männlichen Genitalarmaturen zu zahlreichen Konvergenzen kommt, auch wenn die weiblichen Genitalarmaturen im Einzelfall hoch differenziert sind und den männlichen in der Komplexität ihrer Ausbildung durchaus vergleichbar sind.

9. Sternit VII: Über die Entwicklungshöhe der bei *Jassargus* erreichten Gestalt des Hinterrandes des Sternits VII läßt sich nichts sagen. Es scheint so, als könne man alle anderen Formen davon ableiten, ebenso wie man diesen Typ von fast allen anderen bei Paralimninen verwirklichten Formen ableiten könnte. Der Hinterrand ist bei *Jassargus* sehr charakteristisch und einheitlich gebaut, während in anderen Cicadelliden-Taxa der Hinterrand des Sternits VII derartig differenziert ist, daß er taxonomische Bedeutung selbst noch auf Speziesniveau hat.

10. Ovipositorbasis: Entsprechend einem plesiomorphen kompressen Genitalsegment muß ein stärker depresso als apomorph gelten, damit auch eine depresso Ovipositorbasis. Ovipositorbasen mit median nur wenig cephalad verlängerten medianen Loben und cephalo-dorsal gelegener Kopulationsöffnung sind relativ plesiomorph. Eine stärkere, cephalo Verlängerung der medianen Loben einerseits und ein V-förmiger, kaudal weisender Ausschnitt in der Medianen der Basis mit ventral auf der Fläche der Basis liegender Kopulationsöffnung sind zwei verschiedene, apomorphe Entwicklungsrichtungen.

Abhängigkeiten von Aedeagusstruktur und Bau der Ovipositorbasis können einseitig nur so formuliert werden, daß Ovipositorbasen mit + weit cephalad verlängerten medianen Loben nicht mit Aedeagi mit einem kurzen, dorsal am Sockel inserierenden Schaft korreliert sind. Bei ventral am Sockel inserierendem Schaft scheint dessen Bau (Krümmungsgrad an der Basis, kompreß, rund oder depreß) eine funktionell wichtige Anpassung an den Bau der Ovipositorbasis darzustellen (oder umgekehrt?).

- a) Formen mit kompressen Aedeagusschaft zeigen allgemein cephalad verlängerte Loben der Ovipositorbasis (vgl. etwa *J. sursumflexus* - Abb. B 17, C 17, N 17, P 17 - *J. cordiger* - Abb. B 18, C 18, N 18, P 18. - und andere wie *Enantiocephalus cornutus* (H. S.), *Diplocolenus spec. RIB.*, *Mongolojassus spec. EM. u. a.*). Ihre Bedeutung liegt möglicherweise darin, daß so das Einführen des Aedeagusschaftes in den weiblichen Genitalraum erleichtert wird und gleichzeitig bei vollzogener Vereinigung das Festhalten der weiblichen Genitalarmatur (wie an einem "Angelhaken") ermöglicht wird. Die Rückbildung der Ventraldornen oder ihre nur transitorische Funktion in der Anfangsphase ist möglicherweise eine Folge dieser Struktur. - Ähnliches findet man auch bei den nearktisch verbreiteten Genera *Flexamia* DE L. und *Lemellus* OM.

- b) Formen mit depressen Aedeagusschaft scheinen nicht oder nur wenig cephalad verlängerte Loben der Ovipositorbasis zu haben (vgl. *J. caucasicus*, *J. japheticus* - Abb. B 21, 29; C 21, 29; N 21, 29; P 21, 29). Die bei solchem Bau geringe Beweglichkeit des Aedeagusschaftes senkrecht zur Längsachse, die beim Einführen in den weiblichen Genitalraum eine morphologische Schranke für die Länge der medianen Loben der G VIII darstellt, wird dafür verantwortlich zu machen sein. Möglicherweise sind hier die ♀♀ an die ♂♂ angepaßt.

Die bei *Jassargus* vorkommenden Formen der Ovipositorbasis hinsichtlich cephaler Verlängerung oder kaudalem V-Ausschnitt der medianen Loben umfassen die ganze Variationsbreite der auch bei übrigen (daraufhin untersuchten) Paralimninen-Taxa zu beobachtenden Merkmalsausprägungen.

11. Basalklappenapparat: Die Entstehung und die Gestalt dieser Strukturen im Gebiet um die Kopulationsöffnung ist einmal mit der Gestalt der Ovipositorbasis und zum anderen mit dem Bau des männlichen Aedeagus korreliert. In anderen Paralimninen-Genera findet man in einigen Fällen ebenfalls hochgradige Differenzierung und Formenvielfalt im Bau dieser Strukturen; so sind z. B. bei *Metalimnus steinii* (FIEB.) zwischen männlichem Kopulationsorgan und der weiblichen Ovipositorbasis Strukturkomplementaritäten ausgebildet, die denen von *J. bisubulatus* durchaus gleichkommen. Reduktionsphänomene und Konvergenzen sind wahrscheinlich recht häufig.

Das Verwachsen von Bka und Vf VIII bzw. die manchmal zu beobachtende enge Verbindung der letzteren bei fehlender Basalklappe ist z. Zt. phylogenetisch nicht auswertbar, da die Funktion dieser Struktur noch nicht erklärt ist. Eine Entscheidung über Plesio- und Apomorphie des Bka ist nur im Einzelfall und auch da nur unter Vorbehalt möglich.

Als Ergebnis dieser Untersuchungen können wir festhalten, daß kein sicheres Einzelmerkmal für die Gattung *Jassargus*

nachzuweisen ist, das als Autapomorphie deren Monophylie begründen könnte.

Das Merkmal spitzer, vorne  $\pm$  rechtwinkliger Scheitel ist bei *Jassargus* variabel (zur modifikativen Variabilität vgl. oben S. 104) und kommt auch bei anderen Taxa vor, z. B. bei den nearktischen Gattungen *Latalus* DE L. & SL., *Flexamia* DE L., *Laevicephalus* DE L., dort aber nicht in Kombination mit verkürzten, abgerundeten Flügeln. Färbung und Zeichnung, Körpergröße und -proportionen sind bei *Jassargus*  $\pm$  einheitlich mit einigen statistischen Abweichungen; ein durchscheinendes Dreieck an den Apikalnerven zeigt viele Paralimninen; denselben Typ zeigen auch *Latalus* DE L., *Mendrausus* RIB., *Philaia* DLAB., *Goldeus melillensis* (LINN.)<sup>1)</sup> u. a. m.

Die männlichen Genitalarmaturen weisen überwiegend  $\pm$  lange Subgenitalplatten auf, aber *repletus*, *latinus* und *kurdicus* weichen davon stark ab; große Vielfalt besteht in der Gestalt des Hinterrandes; einmal ist er quer abgestutzt, zum andernmal V-förmig ausgeschnitten; auch darin liegt *Jassargus* in der Variationsbreite der Paralimninen. Anordnung und Zahl der Makrochäten schwankt, und völlig abweichend von einer  $\pm$  uniseriaten Anordnung sind sie bei *kurdicus* und *bucerus*.

Die Stylusapophyse ist bei Tendenz zur Abflachung und Verbreiterung außerordentlich vielgestaltig: kurz oder lang, gerade oder scharf geknickt, schmal oder breit, mit konkaver oder konvexer Innenkante, mit oder ohne laterale Apophyse. Im Bau des Pygoforendteils wie in der Stellung der Ebene des dorsalen Pygoforausschnittes finden sich ebenso viele Abweichungen: neben langen Seitenloben (*repletus bisubulatus*, *distinguendus*- und *obtusivalvis*-Gruppe) findet man auch deren weitgehende Reduktion (*latinus*-Gruppe). Sehr schräg stehende Ausschnittsebenen zeigt die

---

1) Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß die äußerlich *Jassargus* sehr ähnliche Art ursprünglich als *Jassargus melillensis* von LINNAVUORI 1955 beschrieben, aber schon 1956 zum Typus einer Gattung *Muleyrechia* LINN. erhoben worden war; DLABOLA (1974) zog die Art in die Gattung *Goldeus* RIB. ein.

obtusivalvis-Gruppe, wenig schräg stehende das Subgenus Sayetus. Auch in Größe und Gestalt des Ventraldorns liegt ein großes Spektrum vor, von fast völligem Fehlen (repletus, caucasicus) bis zu sehr langen Formen (latinus, bisubulatus).

Die Tendenz zur Abflachung und Verbreiterung des Analrohrs ist bei Jassargus wie bei sonst keinem Paralimninen-Genus zu beobachten, doch auch hier ist sie mehrfach konvergent und jeweils nach anderen Bauplänen entwickelt worden.

Kaum mehr als einzelne Gruppen und Typen von Bauplänen finden wir bei den weiblichen Genitalarmaturen, allein das Sternit VII weist bei + großer intraspezifischer Variabilität eine gewisse Formkonstanz des typischen Hinterrandes (jederseits eines Mittellappens einen + tiefen Ausschnitt) auf. Details findet man immer in den Strukturen der Ovipositorbasis und des Genitalraums auch bei anderen Paralimninen wieder. Allerdings ist eine derartige Komplexität im Bau des Basalklappenapparates wie bei Jassargus in anderen Taxa nicht mehr beobachtet worden. Die morphologische Korrelation zwischen männlichen und weiblichen Genitalarmaturen sind + intensiv entwickelt (besonders stark bei bisubulatus und bei Sayetus). In ihrer Komplexität entspricht die weibliche Genitalarmatur durchaus der bei den Männchen erreichten.

So finden wir innerhalb des Genus Jassargus eine größere Variationsbreite der Merkmale als in anderen Teilgruppen der Paralimninen. Dabei stellen die von RIBAUT angegebenen Merkmale zur Begründung des Genus (vgl. oben S. 9) nur eine Kombination einzelner Merkmale dar, die bei anderen Genera in anderen Kombinationen auftreten, so daß die gesamte generische Aufteilung der Paralimninen eher klassifikatorischer als phylogenetischer Art zu sein scheint. Um die Phylogenie einer Teilgruppe dieser Paralimninen durchführen zu können, müßte man daher die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb des ganzen Tribus untersuchen, was aber z. Zt. unmöglich ist, da diese Aufgabe viel zu umfangreich wäre und entsprechendes Material nicht vorhanden ist.

#### 6.4 Die Rekonstruktion der Phylogenese

Da eine begründete Monophylie aufgrund einer Autapomorphie für Jassargus nicht anzunehmen ist, besteht große Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Gattung weniger eine "natürliche" Einheit als vielmehr eine Stadiengruppe von mindestens para- wenn nicht gar polyphyletischem Charakter darstellt. Es muß aber nun gefragt werden, wie eine Einordnung oder Aufteilung der Taxa innerhalb des Tribus Paralimnini geschehen kann und welche phylogenetischen Beziehungen unter den angenommenen Entwicklungstendenzen herauszuarbeiten sind. Wir werden dabei wegen unserer mangelnden Kenntnisse über die Entwicklungstendenzen innerhalb des Tribus zunächst noch von der "Einheitlichkeit" der Gattung ausgehen.

Die in der folgenden Diskussion hinter den Plesio- bzw. Apomorphien einzelner oder Gruppen von Spezies in Klammern angegebenen Zahlen verweisen auf eine graphische Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen am Ende dieses Kapitels.

Unter den angenommenen Entwicklungstendenzen scheiden auf Grund von weitgehenden Plesiomorphien in den einen und andersartigen (u. U. hochgradigen) Apomorphien in den anderen Merkmalsbereichen eine große Zahl von Taxa als nähere Verwandte schon von vornherein aus.

Die an der Basis stehenden plesiomorphen Formen, von denen Jassargus-Taxa abzuleiten wären, müßten folgende Merkmale auf jeden Fall schon zeigen: zumindest distal leicht depresses Genitalsegment, mit Tendenz zur oder bereits erfolgter Verkürzung. Bei den männlichen Genitalarmaturen: verlängerte oder Tendenz zur Verlängerung zeigende + plane, höchstens distal leicht gewölbte Subgenitalplatten; Tendenz zur Reihung der Makrochäten; Tendenz zur Abflachung und Verbreiterung der Stylusapophyse. Bei den weiblichen Genitalarmaturen könnte man allenfalls den Hinterrand des Sternits VII als durchgängiges Merkmal von "apomorphem" Charakter angeben. In einer solchen Basisgruppe fände sich einmal das Subgenus Aurkuis, das in allen seinen Merkmalen so plesio-

morph ist, aber dabei die obengenannten Entwicklungstendenzen zeigt, daß man von ihm alle anderen Jassargus-, aber auch andere Paralimninen-Taxa ableiten könnte. Zum anderen wäre folgende Taxa hinsichtlich ihrer Plesiomorphien und Entwicklungstendenzen als Ahnen der höheren Jassargus-Taxa nicht auszuschließen: Goldeus harpago (RIB.): in allen Merkmalsbereichen plesiomorpher als Jassargus, aber apomorpher im Sexualdimorphismus; Mendrausus chyzeri (HORV.): bei sonst plesiomorphen Merkmalen im Bau der Stylusapophyse ähnlich apomorph wie Jassargus; auch im Analrohr Tendenz zur Verbreiterung und Abflachung. Entgegen der angenommenen Entwicklungsrichtung der Stylusapophysen (vgl. oben S. 128) müßte man dann aber hier an der Basis schon eine Form mit sekundär verkürzter Apophyse annehmen. Immerhin zeigt das weibliche Sternit VII den für Jassargus typischen Hinterrand. Pleargus pygmaeus (HORV.): bei Vorhandensein der angezeigten Entwicklungstendenzen nur plesiomorpher; als Ahne daher nicht auszuschließen. Palus Airosus costalis (FALL.): plesiomorph in Bezug auf das sehr lange, runde Genitalsegment ohne Tendenz zur Abflachung; der ebenfalls wie bei Jassargus vorhandene Ventraldorn wäre in diesem Fall als Konvergenz anzusehen. Paramesus maior HPT.: wie P. Airosus costalis, nur in allem plesiomorpher.

Von den nearktisch verbreiteten Genera wäre für verschiedene Taxa von Latalus DE L. SL. und Flexamia DE L. eine nähere Verwandtschaft mit Jassargus zu diskutieren, was Scheitelform, Flügelhinterrand und -zeichnung, Gestalt des Pygofors (einige Taxa mit kaudal gerichtetem Ventraldorn) angeht; Stylusapophyse ohne Tendenz zur Abflachung. Da Angaben über Analrohr und Subgenitalplatten bei BEIRNE (1956) fehlen, müssen weitere Untersuchungen abgewartet werden.

Trotz der Plesiomorphien und Entwicklungstendenzen der genannten Taxa will eine überzeugende Ableitung der Jassargus-Taxa aus ihnen nicht gelingen. Da beim derzei-

tigen Kenntnisstand eine Aufsplitterung des Genus zu selbständigen Taxa die bestehende Vielzahl der Genera nur vergrößern würde, ohne zu größerer Klarheit über die Verwandtschaft zu führen, müssen wir die Basis des Stammbaums offenlassen. Die Möglichkeit wird an geeigneter Stelle diskutiert, andere Paralimninen-Taxa aufgrund von Synapomorphien mit Teilgruppen oder einzelnen Species und Autapomorphien, die aber in der Linie der angenommenen Entwicklungstendenzen von *Jassargus* liegen, von diesem abzuleiten. Auch wenn wir hier von der Einheitlichkeit des Genus ausgehen, mehr als von einer Verlegenheit als von einer begründeten Annahme, so zerfielen das Taxon dennoch in drei Entwicklungslinien, deren Zusammenhang aber noch unklar ist:

1. Die Linie zu *Aurkius*: das Subgenus *Aurkius* mit *J. repletus* und *J. heptapotamicus* zeigt alle Entwicklungstendenzen der Merkmale in ihrer plesiomorphsten Ausprägung und kann als Autapomorphie höchstens den speziell umgebauten Distalteil der Pygoforseitenloben (1) aufweisen (Abb. G 15). Innerhalb des Subgenus unterscheidet sich *heptapotamicus* von *repletus* durch das Fehlen der erweiterten Seitenloben am distalen Schaftende (2); wahrscheinlich eine Reduktion und damit als apomorph aufzufassen gegenüber *repletus* (vgl. auch S. 69; vgl. Abb. B 15 mit B 16).
2. Die Linie zu *J. latinus*, *J. bucerus*, *J. kurdicus*: als Synapomorphien zeigen diese Taxa ein verkürztes (nicht an der Basis gestauchtes) Genitalsegment (3) und starke Reduktion der Pygoforseitenloben (4).
3. Die Linie zu allen anderen Taxa: als Synapomorphie zeigen sie einen + weit vom Distalrand der Seitenloben inserierenden Ventraldorn (ggf. mit Apikaldorn distal des Ventraldorns) (5).

Es muß z. Zt. noch offenbleiben, ob zwischen *Aurkius* und der *latinus*-Linie eine engere Verwandtschaft besteht, oder ob eher die anderen Taxa von *Aurkius* abzuleiten sind.

Die *latinus*-Linie ist leicht von plesiomorphen Stammformen, wie *J. repletus* sie repräsentieren könnte, abzuleiten: Verkürzung des Genitalsegments und Reduktion des Pygoforseitenlobus (damit verbunden + endständige Insertion des Ventraldorns) gelten als Synapomorphien von *J. latinus*, *J. bucerus* und *J. kurdicus* in Bezug auf **alle** anderen *Jassargus*-Taxa. Die weiteren Apomorphien und Entwicklungslinien innerhalb dieser Gruppe und im Vergleich zu den plesiomorphen Stammformen müssen dann ggf. als Konvergenzen im Blick auf die Merkmale der anderen Taxa gelten.

Für alle Angehörigen dieser Gruppe gilt dies bei den ♂♂ in Bezug auf den relativ apomorphen Bau des Aedeagus (Schaftinsertion am Dorsalrand des Sockels, Phallotrema dorsal), Verlängerung der Stylusapophyse ohne Verlust der lateralen Apophyse, so daß die Styli in dieser Hinsicht noch relativ plesiomorph sind im Vergleich zu den Taxa ohne die laterale Apophyse und die steil gestellte ( $70^{\circ}$  -  $80^{\circ}$  zur Längsachse) Ebene des dorsalen Pygoforauschnitts.

Bei den ♀♀ sind dies: gruppentypischer Bau des Hinterrandes des Sternits VII, will man es nicht als "Autapomorphie" des Genus ansehen, und relativ apomorph V-förmig, kaudal ausgeschnittene Ovipositorbasis.

Innerhalb der Gruppe ergeben sich folgende Tendenzen der Entwicklung: hinsichtlich des Genitalsegments ist *latinus* die Art mit den am weitesten reduzierten Seitenloben (6) und darin apomorpher als *bucerus* und *kurdicus*. Das Anallrohr ist bei *latinus* hochapomorph verbreitert und abgeflacht (7), bei *bucerus* plesiomorph, bei *kurdicus* anders apomorph.

Im Bau des Ventraldorns sind *bucerus* und *kurdicus* synapomorph durch dessen depressen Bau (8), bei *latinus* rund. Synapomorph sind beide auch in der Tendenz zur Verlängerung des Konnektivs (9) über die Länge des Aedeagus hinaus (vgl. Abb. B 25, 26 und B 24), bei *latinus* allenfalls gleich lang.

Im Bau der weiblichen Genitalarmaturen sind bucerus und kurdicus synapomorph hinsichtlich des Sternits VII (10) mit seiner stark chitinierten, glatten Innenfläche und dem Skelettelement zwischen Innen- und Außenfläche, sowie hinsichtlich der median dorsad eingesenkten Ovipositorbasis (11).

Dies alles spricht für eine engere Verwandtschaft von bucerus und kurdicus, die sich untereinander unterscheiden einerseits durch den apomorphen Bau des männlichen Analrohrs, basal verbreitert, distal mit längs-ovaler, weit ventrad abgesenkter Mündung (12), und die apomorph stark abgeflachte, am Innenrand konkave und + regelmäßig gezähnelte Stylusapophyse (13) von kurdicus; und andererseits durch den hochapomorph abgewandelten Aedeagus mit zusätzlichen, funktionell wichtigen Sockelfortsätzen (14) von bucerus. Hinsichtlich des Bka der weiblichen Genitalarmatur ist keine Entscheidung über plesio- oder apomorphe Merkmalsausprägung möglich.

Im Bau der Subgenitalplatten findet man ein Mosaik von Merkmalsausprägungen: sieht man die Subgenitalplatten von repletus als plesiomorph an, dann zeigen die von latinus und bucerus schon eine deutliche Tendenz zur Verlängerung, anders sind die sehr kurzen Subgenitalplatten von kurdicus demgegenüber sekundär verkürzt, also anders apomorph (15). Dagegen zeigen latinus und bucerus in der Anordnung der Makrochäten die apomorphe Tendenz zur Reihung, wohingegen kurdicus eine sehr plesiomorphe verstreute Anordnung hat.

Für einige Paralimninen-Taxa wäre an dieser Stelle eine Verwandtschaft mit der latinus-Gruppe zu diskutieren: Mendreus serratus RIB. ist bei depressen Genitalsegment, im Bau und Zeichnung der Flügel, Größe der Subgenitalplatten und Besitz eines langen, innen gesägten, kaudad gerichteten Ventraldorns am Pygofer J. kurdicus sehr ähnlich; auch das weibliche Sternit VII zeigt einen gleichen Bau. Eine Ableitung aus der latinus-Gruppe, aus der Entwicklungslinie zu kurdicus wäre nach diesen Merkmalen nicht

unwahrscheinlich, zumal die sonst anders apomorph gebaute Stylusapophyse deutlich abgeflacht und verbreitert ist.

Schwierigkeiten machen demgegenüber das Dorsaldach des leicht verbreiterten Analrohrs, das nur auf einem schmalen Saum um die Mündung sklerotisiert ist, und vor allem die Pygoforseitenloben: die von RIBAUT 1952 beschriebene Form zeigt deutlich reduzierte Loben, ähnlich wie bei *kurdicus*; auf der iberischen Halbinsel kommen aber auch Formen mit verlängerten, bis zum Hinterrand des Analrohrs reichenden Loben vor (REMANE, persönliche Mitteilung). Wollte man *Mendreus serratus* RIB. aus der *latinus*-Gruppe ableiten, hätte man mehrfach konvergente Reduktion der Seitenloben anzunehmen. Ehe weitere Untersuchungen über die Variationsbreite der Pygoforseitenloben nicht erfolgt sind, muß auf eine Einbeziehung des Taxons zu *Jassargus* verzichtet werden.

In vielem apomorpher als *Jassargus* (grüne Färbung, stark depresses Genitalsegment, Subgenitalplatten mit Apikaldorn) ist *Arthaldeus striifrons* KBM., jedoch plesiomorpher im Bau des Analrohrs. Die verlängerte, aber nicht verbreiterte Stylusapophyse ließe sich mit der von *latinus* in Verbindung bringen. Aber auch eine nähere Verwandtschaft mit *Turritus socialis* RIB., *Arocephalus Ariellus punctum* (FL.) oder auch verschiedener Taxa von *Adarrus* RIB. wäre gut denkbar.

*Lusitanocephalus sacarraoi* QUART. weist einige ähnliche Apomorphien wie *latinus* auf im Bau der sehr langen, flachen, am Ende verjüngten Stylusapophyse (mit lateraler Apophyse), des langen erst einwärts, dann kaudad nach außen gekrümmten, leicht S-förmig geschwungenen Ventraldorns und des reduzierten Seitenlobus des Pygofors. Analrohr und Aedeagus wie bei *Sayetus*. Wegen der deutlich apomorphen Struktur der Subgenitalplatten und der Flügeladerung ist eine Ableitung von *latinus* nur schwer denkbar; dagegen müßten die Synapomorphien zu *Mendreus serratus* RIB. und *Adarrus spec.* RIB. näher untersucht werden.

Über Mogangella spec. DLAB. fehlen leider ausreichende Informationen, die eine Ableitung von kurdiscus stützen würden, mit dem das Taxon einige ähnliche, apomorphe Bildungen aufweist: Stylusbau, Ventralzahn am Pygofor-ventralrand, Subgenitalplatten und weibliches Sternit VII; deutlich apomorpher ist der Aedeagus (V-förmiger Sockel) mit asymmetrischem Schaft. Eine Verwandtschaft mit Lusitanocephalus sacarraoi QUART. ist ebenfalls zu diskutieren. Weitere Daten bleiben abzuwarten.

Philaia blandus (KUSN.) ist bei gleicher Färbung und Zeichnung wie Jassargus und plesiomorphen Stylusapophysen, sowie Ventral- und Apikaldorn am Pygoforventralrand (bei DLABOLA (1952 a) keine Angaben über die Richtung der Dornen) deutlich apomorpher als Jassargus im Bau des Analrohrs (flach, birnenförmiger Umriß mit schmaler Basis) sowie der speziell im Distalteil abgewandelten Subgenitalplatten und im Bau des Aedeagus. Auf Grund der plesiomorphen Styli wäre die Spezies nicht von den höheren Jassargusarten, auf Grund der apomorphen Subgenitalplatten aber nicht aus der latinus-Gruppe abzuleiten. Bei der Annahme konvergenter Entstehung von Ventral- und Apikaldorn am Pygoforventralrand wäre eher eine nähere Verwandtschaft mit Turrutus spec. RIB. zu erwägen.

Die latinus-Gruppe weist bei einigen relativ plesiomorphen Merkmalen (Subgenitalplatten, Stylusapophyse) einige Apomorphien auf, wobei die synapomorphe Verkürzung des Genitalsegments und Reduktion der Pygoforseitenloben (dadurch + endständige Insertion des Ventraldorns) sie von den anderen Jassargus-Taxa unterscheiden. Dies berechtigt uns, sie zu einem eigenen Subgenus Pontojargus zusammenzufassen mit J. latinus (WG.) als Typusart, da diese Spezies die Merkmale in typischer Weise zeigt.

Als synapomorphes Merkmal zeigen alle übrigen Jassargus-Taxa einen + weit vom Distalrand der Seitenloben inserierenden Ventraldorn mit distal anschließender Greifkante oder einem Apikaldorn (5). Auch sie ließen sich leicht von dem

plesiomorphen Subgenus Aurkius herleiten bzw. von den plesiomorphen Stammformen (zum Bau des weiblichen Sternits VII vgl. oben S. 142).

Innerhalb dieser Entwicklungslinie wären die Formen relativ plesiomorph, deren Ventraldorn etwa in der Mitte des Ventralrandes des Pygofors inseriert und am distalen Ende zumindest eine verstärkte Spitze oder Ecke trägt. Die Ausbildung einer + stark krenelierten Greifkante wäre nur mit Vorbehalt als ein apomorphes Merkmal anzusehen, da seine Ausbildung stark funktionsabhängig zu sein scheint.

Die Reduktion des Apikaldorns (wie bei bisubulatus und in der distinguendus-Gruppe) läßt sich leicht als sekundäre Reduktion und nicht als Zeichen von Plesiomorphie (also etwa repletus vergleichbar) erklären: als Reduktion im Zuge der Entwicklung anderer effektiver Verklammerungsmechanismen. Ein Vergleich mit anderen Paralimninen-Taxa zeigte, daß diese Strukturen offenbar empfindlich reagieren können, wenn sie durch die Entwicklung anderer Verklammerungsmechanismen dem direkten Selektionsdruck entzogen sind.

Weiterhin sind relativ plesiomorph kurze, an der Basis verbreiterte und abgeflachte Stylusapophysen, sowie ein kurzes, nur wenig verbreitertes und abgeflachtes Analrohr. Für die Stylusapophysen müssen wir zweimal die konvergente Verlängerung der Apophyse annehmen (bei Sayetus und in der obtusivalvis-Gruppe), für die Verbreiterung und Abflachung des Analrohrs, das immer bis über die Hälfte seiner Dorsalfläche sklerotisiert ist, dreimalige, jeweils auf verschiedenem Wege erreichte Konvergenz bei Sayetus, Arrailus und in der distinguendus-Gruppe.

Für das in mancher Hinsicht (insbesondere Aedeagusbau und + senkrechte, parallele Stellung der Seitenloben des Pygofors) plesiomorphe Subgenus Sayetus lassen sich folgende Synapomorphien angeben, die eine Sonderentwicklung in Bezug auf die übrigen Taxa darstellen: 1. Analrohr (16) mit herzförmigem Umriß (maximale Breite -

höchstens doppelt so breit wie die Mündung - immer in der basalen Hälfte; durch die besondere Art der Abflachung eine betonte Randpartie jederseits des medianen Kiels, vgl. Abb.: F 17, 18, 19, 20, 21); - 2. Aedeagusschaft mit rekurrent verlaufenden Apikalfortsätzen (17). Unklar bleibt, ob die lateralen Ausbuchtungen des weiblichen Genitalraums, die dem Umriß der männlichen Aedeagi im Endteil des Schaftes entsprechen, als apomorphe oder plesiomorphe Merkmalsausprägung anzusehen sind.

Innerhalb des Subgenus sind folgende Entwicklungstendenzen zu beobachten: bei den ♂♂ Verbreiterung der Apophysenbasis und Streckung des Distalteils zum Ende der Subgenitalplatten, Bildung schmal herzförmiger Analrohre, Verlagerung des Ventraldorns zum distalen Bereich der Seitenloben und stärkere Einwärtskrümmung des Ventraldorns konvergent zu der gleichen Entwicklung bei Arrailus, sowie in der obtusivalvis- und distinguendus-Gruppe; bei den ♀♀ cephalo Verlängerung der medianen Loben der Ovipositorbasis.

In allen diesen Merkmalen am plesiomorphsten sind caucasicus und japheticus. Den apomorph verbreiterten und abgeflachten Stylusapophysen (18) stehen ihre plesiomorphen, noch scharf laterad gekrümmten gegenüber (vgl. Abb. A 21, 29 mit A 17, 18, 19, 20); relativ plesiomorph, wenn auch schon von typischer Gestalt, ist das Analrohr (bei japheticus?) und die Insertion des reduzierten Ventraldorns (bei japheticus?). Deutlich synapomorph sind beide durch den depressen Aedeagusschaft (19) und die am Vorderrand quer abgestützte und median eingesenkte Ovipositorbasis (20) (vgl. auch Abb. P 20, 28 mit P 16, 17, 18, 19). Untereinander lassen sich beide Taxa durch den bei japheticus apomorpher gebauten Distalteil des Aedeagusschaftes ( 2 Paar Apikalfortsätze) unterscheiden (21). Aufgrund der genannten Synapomorphien ist J. japheticus als Angehöriger des Subgenus Sayetus RIB. anzusehen und mit J. caucasicus näher verwandt, auch wenn zu einer

endgültigen Klärung noch Angaben über das Analrohr und den Bau der Seitenloben des Pygofors fehlen.

An der Basis der Linie zu den "höheren" *Sayetus*-Arten steht *J. allobrogicus*. Deutlich apomorpher als *causicus* und *japheticus* im Bau der Stylusapophyse (18) zeigt er aber noch einen relativ plesiomorphen Aedeagusbau: gegenüber den anderen *Taxa* mit parallel, U-förmig zueinander verlaufendem Sockel und Schaftbasis (22) bilden Schaftbasis und Sockel ein  $\pm$  breites V (vgl. Abb. C 19 mit C 17, 18, 20). Autapomorph sind dagegen bei *allobrogicus* die konvex gekrümmten Apikalfortsätze des Schaftes (23). Im Bau der weiblichen Genitalarmatur sind autapomorph die Ausbildung einer Basalklappe (24) und die artspezifische Gestalt des Genitalraums und die Struktur des Dorsaldaches (25).

In der Verlängerung des Analrohrs und in der Einwärtskrümmung der Ventraldornen ist *J. hispanicus* apomorpher als *allobrogicus*, auch wenn die Stylusapophyse nur wenig verlängert, dafür aber verbreitert, abgeflacht und am Innenrand stark konkav ausgeschnitten ist. Autapomorph sind der stark komprimierte Schaft des Aedeagus (26) und die stark einwärts gekrümmten Ventraldornen (27). Die Verlängerung der medianen Loben der Ovipositorbasis ist gering und somit plesiomorph im Vergleich zu der apomorphen Verlängerung bei *cordiger* und *sursumflexus* (28). Der Bau der Seitenwände des Genitalraumes (vgl. *cordiger*, Abb. Q 18, 20) ist phylogenetisch ohne große Bedeutung.

Neben relativ plesiomorphen Merkmalen (Aedeagus mit wenig komprimiertem Schaft, deutlich, aber nicht scharf einwärts gekrümmtem Ventraldorn) zeigen *J. cordiger* und *J. sursumflexus* aber auch Merkmale höherer Entwicklung: in der Entwicklung des Analrohrs sind beide schon schlank-herzförmig, wobei *cordiger* apomorpher als *sursumflexus* ist (29). Noch ähnlich gebaut wie bei *allobrogicus* ist die

Stylusapophyse bei cordiger, dagegen apomorpher in Verlängerung und Verbreiterung (bis zum Einebnen des Ausschnitts an der Außenkante der Basis - vgl. Abb. A 17) bei sursumflexus (30). Apomorph für cordiger ist die extreme Verlängerung der medianen Loben der Ovipositorbasis (31). Die phylogenetische Bedeutung der Verfaltung der medianen Loben (vgl. Abb. N 16 und Text S. 71, 75) ist noch nicht recht abzuschätzen.

Eine Synapomorphie in der Verkürzung des Genitalsegments durch Stauchung der Basis, so daß die Rückfläche des Pygofors deutlich aufgewölbt und die Ebene des Dorsalausschnitts sehr steil ( $70^{\circ}$  -  $80^{\circ}$ ) zur Längsachse gestellt wird (32), zeigt die obtusivalvis-Gruppe, zu der dann auch J. bispinatus, J. ucrainicus und J. firmus zu stellen sind (vgl. Abb. G 5, 6, 7, 8, 9, 23, 27, 28), da sie die gleiche apomorphe Struktur des Genitalsegments zeigen. Verbunden mit der Stauchung und Schrägstellung der Ebene des dorsalen Pygoforausschnittes ist auch bei allen diesen Taxa das Analrohr kurz, + zylindrisch und sehr hoch (vgl. oben S. 126).

Die übrigen Jassargus-Taxa sind im Bau der Pygoforbasis deutlich plesiomorpher: die relativ steile Stellung der Ausschnittsebene bei distinguendus ist intraspezifisch variabel und bei den nächsten Verwandten curvatus, gere-sensis und franzi auch nicht so deutlich ausgeprägt; die konvergente Entstehung ist daher wahrscheinlich.

Faßt man die oben genannten Taxa aufgrund der Synapomorphie "Stauchung der Basis des Genitalsegments" zusammen, so sind Konvergenzen in folgenden Merkmalen bei den anderen Taxa anzunehmen: Verlagerung der Schaftinsertion an den Dorsalrand des Sockels, Verlagerung des Phallotremas auf die Dorsalseite des Schaftes, Insertion des Ventraldorns + in der Mitte des Ventralrandes des Pygofors.

Denn alle diese Entwicklungen findet man innerhalb dieser Gruppe.

Die Stellung von firmus und ucrainicus in dieser Entwicklungslinie ist nicht unproblematisch, weisen sie doch auch

eine Reihe von Merkmalen auf, die eine Ableitung aus der Sayetus-Linie denkbar erscheinen lassen: Phallotrema subapikal ventral, Ventraldorn + weit kaudad am Ventralrand inseriert, distal davon eine krenelierte Greifkante. In diesem Fall hätte man aber mehrmalige, konvergente Stauchung der Basis des Genitalsegments anzunehmen. Dagegen erzwingt die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit der obtusivalvis-Gruppe, mehrmalige konvergente Verlängerung der Stylusapophyse festzustellen.

Die synapomorphe Stauchung der Basis des Genitalsegments von *J. obtusivalvis*, *J. avennicus*, *J. bicorniger*, *J. graecobtus*, *J. hartigi*, *J. bispinatus*, *J. firmus* und *J. ucrainicus* ist innerhalb des Genus ohne Entsprechung. Sie soll als Autapomorphie die Zusammenfassung der oben genannten Taxa zu einem neuen Subgenus Obtujargus begründen, mit *J. obtusivalvis* als Typusspezies. Im Bau der weiblichen Genitalarmaturen besteht offenbar keine Synapomorphie (der einheitliche Bau der Ovipositorbasis ohne cephalad verlängerte oder kaudad V-förmig ausgeschnittene mediane Loben kann nicht als solche angesehen werden).

Wenn man die Ausbildung einer krenelierten Greifkante zwischen Ventral- und Apikaldorn bei *J. ucrainicus* und *J. firmus* (vgl. Abb. H 27, 28 mit Abb. H 5, 7, 8, 9) nicht als Synapomorphie werten will (vgl. oben S. 146), dann muß man den im Bau von Aedeagus und Analrohr sehr plesiomorphen *firmus* an die Basis der Entwicklungslinie stellen, auch wenn innerhalb dieser Entwicklungslinie die konvergente Verlängerung der Stylusapophyse bei *bicorniger*, *bispinatus* und *firmus* anzunehmen wäre. Als Autapomorphie hätte *firmus* die distal gerichteten Apikalfortsätze des Aedeagusschaftes aufzuweisen (33).

Im Bau des Aedeagus (Schaftinsertion am Dorsalrand des Sockels) und des leicht verbreiterten Analrohrs apomorpher als *firmus*, zeigt *ucrainicus* jedoch mit diesem noch relativ plesiomorph eine geringe Einwärtskrümmung der Ventraldornen. Alle folgenden Taxa sind in Bezug auf die stärkere Einwärtskrümmung des Ventraldorns (34), die Bildung von Fortsätzen

am Aedeagussockel (35) und die Tendenz zur uniseriaten Anordnung der Makrochäten (36) apomorpher. (Zur Bedeutung der Gestalt des weiblichen Genitalraums vgl. oben S. 147). An dieser Stelle ist die Verwandtschaft von *J. firmus* mit *Urganus chosenensis* (MATS.) zu diskutieren, der nach DLABOLA (1965) in Färbung und Zeichnung *Jassargus* gleicht und im Bau der männlichen Genitalarmatur ähnlich apomorphe Strukturen zeigt: Apophyse des Stylus wie bei *bicorniger* (von *firmus* leicht ableitbar); Pygoforseitenloben apomorph reduziert, mit einem quer zur Mitte gerichteten endständigen Ventraldorn; Analrohr abgeflacht (?); Aedeagus mit ventral am V-Sockel inserierendem Schaft, dieser mehr als halbkreisförmig dorsad gekrümmt und in der distalen Partie asymmetrisch; Subgenitalplatten kurz, am Ende schmal gerundet.

Ein Ableitung dieses hochgradig apomorphen Taxons von *firmus*, wenn man nicht auch eine konvergent zu *Pontojargus* (*latinus* oder *kurdicus*) entwickelte Reduktion der Pygoforseitenloben annehmen müßte, wäre denkbar. Eine Ableitung aus der *Pontojargus*-Linie (etwa *kurdicus*) macht wegen des hochgradig apomorphen Aedeagusschaftes Schwierigkeiten. Über den Bau der Pygoforbasis (Stauchung?) gibt DLABOLA keine Informationen. - Eine Entscheidung muß späteren Untersuchungen bei genauerer Kenntnis der Genitalarmaturen vorbehalten bleiben.

*J. bispinatus* nimmt eine vermittelnde Position zu den höher entwickelten Taxa ein. Er hat zwar wie *ucrainicus* und *firmus* einen + weit kaudal inserierenden spitzen Ventraldorn, doch ist dieser schon deutlich einwärts gekrümmt, wenn auch nicht so stark wie bei den anderen. Der Apikaldorn zeigt eine gewisse innerartliche Variabilität zwischen einem Apikaldorn und Tendenz zur Bildung einer verbreiterten Apikalkante (37), wie sie am deutlichsten bei *obtusivalvis* ausgeprägt ist. Konvergent zu *bicorniger* ist eine lange, verbreiterte, am Innenrand konkav ausgeschnittene und gezähnelte Stylusapophyse entwickelt.

Der Aedeagus trägt neben den Sockelfortsätzen auch einen am

Dorsalrand des Sockels inserierenden Schaft, der aber noch nicht apomorph ventrad gekrümmt (38) ist. Das apikal liegende Phallotrema ist nur wenig plesiomorpher hinsichtlich der apikalen bis subapikalen dorsalen Lage (39) bei den anderen Taxa. Die von den Dorsalecken des Sockels in das Genitalphragma ziehenden Sklerotisierungen zeigen noch nicht die apomorphe Bildung eines geschlossenen Ringes (40). Als Autapomorphie kann man die konvergent zu firmus entwickelten, kaudad gerichteten Fortsätze des Aedeagusschaftes (41) ansehen. Die weibliche Genitalarmatur zeigt keine phylogenetisch verwertbaren Merkmale (vgl. oben), wohingegen der Bka der folgenden Taxa sehr einheitlich gebaut ist in der Ausbildung der Basalklappe und den Chitinisierungen des Genitalraumes (42).

Von den höher entwickelten Taxa dieses Subgenus ist hartigi noch am plesiomorphsten. Die distale Spitze des Pygoforseitenlobus, die bei obtusivalvis, avennicus und bicorniger immer apomorph zu einer + breiten Kante umgebildet ist, variiert bei hartigi und graecobtusus noch zwischen der Ausbildung eines Apikaldorns und einer -kante innerhalb einer Population. Plesiomorph ist auch die kurze, verbreiterte Stylusapophyse. Autapomorph ist dagegen die basale Verwachsung der Sockelfortsätze (43) des Aedeagus.

Durch die Tendenz zur Verlängerung der Stylusapophyse (44) sind bicorniger und graecobtusus in diesem Merkmal apomorpher als obtusivalvis und avennicus. Im Grad der Verlängerung der Stylusapophyse (45) und der Ausbildung der apikalen Greifkante am Pygoforseitenlobus ist graecobtusus plesiomorpher als bicorniger, wohingegen die starke Verlängerung der Sockelfortsätze des Aedeagus apomorpher als bei bicorniger sind (46).

Durch die Ausbildung einer sehr breiten Apikalkante am Pygofor (47) ist obtusivalvis apomorpher als avennicus und die anderen, indem diese Form in der funktionsmorphologischen Perfektionierung am weitesten vorangeschritten ist.

Die verbleibenden Taxa, das Subgenus Arrailus, J. bisubulatus

und die *distinguendus*-Gruppe, sind in vieler Hinsicht apomorpher als die vorher behandelten und weisen deutliche Synapomorphien auf, die zwei verschiedene Entwicklungen markieren:

Die *distinguendus*-Gruppe ist autapomorph in der Art der Abflachung und Verbreiterung des Analrohrs (vgl. Abb. F 1, 2, 3, 4): an den Seiten + gleichmäßig gerundet, vor der Mündung nicht betont verschmälert, wenig, aber deutlich breiter als lang und gleichmäßig abgeflacht (48). Anders autapomorph ist dagegen das Analrohr des Subgenus *Arrailus* (vgl. Abb. F 10, 11, 12, 13, 14, 22): breit urnenförmig, maximale Breite auf der Hälfte der Länge und immer mehr als das Doppelte der Mündungsweite, lateral gleichmäßig abgeflacht (49). Da *J. bisubulatus* neben anderen Synapomorphien (vgl. unten) ein Analrohr von gleichem Bau hat, wird es in das Taxon *Arrailus* einbezogen.

Die Stylusapophysen sind bei *Arrailus* relativ plesiomorph (kurz, mit breiter Basis und scharf laterad gerichtetem Endteil) im Vergleich zu den apomorph verlängerten, kaudad gerichteten bei der *distinguendus*-Gruppe (50).

Die Subgenitalplatten sind bei beiden, konvergent zu *Sayetus*, verlängert, die Zahl der Makrochäten bei *Arrailus* im Durchschnitt größer als in der *distinguendus*-Gruppe und bei ersteren relativ plesiomorph in der Tendenz zur Bildung unregelmäßiger Doppelreihen im Gegensatz zur stärker uniseriaten Anordnung (51) bei den zweiten.

Die Reduktion des Apikaldorns an der Spitze der Pygoformseitenloben in der *distinguendus*-Gruppe findet man auch bei *Arrailus*, bei *bobbicola*, *bisubulatus* und eingeschränkt bei *flori*. Da in diesem Falle andere effektive Verklammerungsmechanismen ausgebildet sind, liegt hier wohl eher eine funktionsbedingte Reduktion als eine Plesiomorphie vor.

Die Ventraldornen liegen bei beiden Gruppen + in der Mitte des Ventralrandes des Seitenlobus. In der *distinguendus*-Gruppe sind sie basal + weit zur Mittellinie des Genitalsegmentes gerichtet und distal einwärts gekrümmt (vgl. Abb. J 1); nur dieser Distalteil ist ganz chitiniert, die Basis

hohl (52). Anders abgewandelt ist die scharfe Einwärtskrümmung der Ventraldornen bei *Arrailus* sofort an der Basis (53) - zur Sonderstellung von *bisubulatus* vgl. unten .

Synapomorph ist der distal dorsad geknickte Sockel und das an der dorsalen Seite der Schaftbasis gelegene Phallotrema (54) des Aedeagus in der *distinguendus*-Gruppe; mit Ausnahme von *bisubulatus* ist *Arrailus* in dieser Hinsicht plesiomorpher.

Im Bau der weiblichen Genitalarmatur ist der einheitliche, kompliziert aufgebaute Basalklappenapparat (55) der *distinguendus*-Gruppe gegenüber *Arrailus* eine abgeleitete Merkmalsausprägung. Vielleicht darf man auch die V-förmig ausgeschnittene Ovipositorbasis (56) der *Arrailus*-Taxa als ein phylogenetisch bedeutsames Merkmal ansehen, und als apomorph dem einfach cephalad wenig verlängerten Rand der medianen Loben der *distinguendus*-Gruppe gegenüberstellen.

Bei *Arrailus* sind zwei Entwicklungslinien im Bau der männlichen und weiblichen Genitalarmatur festzustellen: der relativ plesiomorphe Aedeagus mit  $\pm$  rundem Schaft (57) und der aus einem einfachen Chitinband bestehenden Bka (58) in der *alpinus*-Linie (mit *alpinus neglectus*, *alpinus alpinus*, *alpinus alemannicus*, *altaicus*, *bobbicola* und *baldensis*) auf der einen Seite, dagegen der apomorpher gebaute Aedeagus mit kompressem Schaft (57) von *flori* und der anders apomorphe von *bisubulatus*, sowie der mit apomorphen Sonderbildungen versehene Bka (58) von *flori* und *bisubulatus* auf der anderen Seite.

In der *alpinus*-Linie besteht eine besondere Schwierigkeit darin, die einzelnen Subspezies hinsichtlich ihrer Entwicklungslinien zu charakterisieren, da über die Ursachen der Rassenbildung noch Unklarheit besteht. Ihre Diskontinuität ist noch nicht erwiesen und bringt deshalb für *alemannicus* und *alpinus* gewisse Probleme hinsichtlich ihres Ranges als Subspezies. Ein Versuch, die Merkmalsgradation in der Schaftlänge des Aedeagus anders als WAGNER (1958,

vgl. oben S. 56) durch die Bildung einer Introgressionszone zwischen zwei noch nicht endgültig separierten Arten, *cebennicus* und *neglectus*, zu erklären (vgl. unten Kapitel 7), beschränkt die phylogenetische Auswertung des alpinus-Formenkreises sensu WAGNER auf *cebennicus*, *neglectus* und *altaicus*, wobei der Speziesrang des letzteren aber noch der Überprüfung bedarf. Ähnlich verhält es sich mit dem Subspeziesrang von *J. alp. carpaticus*.

Möglicherweise ist die Verkürzung des Aedeagusshaftes (59) bei *neglectus*, *carpaticus* (?), und *altaicus* eine apomorphe Entwicklung, eine Tendenz dazu zeigt auch die *distinguendus*-Gruppe (vgl. unten), die einen Evolutionsvorteil bietet: Formen mit kurzem Schaft können die Kopulation schneller vollziehen und wieder lösen als solche mit langem Schaft, was bei Störungen während der Paarung (z. B. Angriff durch Freßfeinde) ein positiver Selektionsvorteil wäre. In diesem Falle wären *neglectus*, *carpaticus* (?) und *altaicus* die abgeleiteten Formen, *cebennicus* die plesiomorphe. Nach den angenommenen Entwicklungstendenzen der Styli (vgl. oben S. 127 ff.) wäre die kürzere und an der Oberkante stärker gerundete Apophyse von *altaicus* (60) plesiomorpher als die von *neglectus*. Unklar bleibt, ob *carpaticus* oder *neglectus* die plesiomorphe Form des Aedeagusbaus bietet, wenn man überhaupt an einer Unterscheidung festhalten will.

Plesiomorph wie *cebennicus*, was die Schaftlänge angeht, wären die mit *alpinus* sensu WAGNER näher verwandten Taxa *bobbicola* und *baldensis* aber aufgrund der synapomorphen Verschmälerung des distalen Schaftteiles (61) von diesem Formenkreis abzutrennen. Durch die Ausbildung von Sockelfortsätzen (62) am Aedeagus von *bobbicola* und damit korreliert die Bildung einer Tasche im Bka der weiblichen Genitalarmatur (63) erweist sich *bobbicola* als höher entwickelte Form als *baldensis*.

Durch eine Reihe von apomorphen Entwicklungen läßt sich *bisubulatus* als eine von *flori* oder einem ähnlichen Ahnen abgeleitete Form auffassen: die geraden, langen, kaum einwärts gerichteten Ventraldornen (64) von *bisubulatus*

sind ableitbar von den verhältnismäßig langen Ventraldornen von *flori* durch Streckung und Ausrichtung zum Ende des Pygofors. Im Zuge der Entwicklung eines anderen, effektiven Verklammerungsmechanismus würden die bei *flori* leicht reduzierten und nur ein wenig krenelierten distalen Ränder der Seitenloben bei *bisubulatus* wieder lang. Sie erwecken so den Charakter ursprünglicher Merkmalsprägung. Schon bei *flori* finden sich seitlich an der Basis des Aedeagusshaftes kleine Fortsätze und ein Höcker auf dem Sockel ventral vor dem Schaft (vgl. Abb. B 10), aus denen leicht durch apomorphe Weiterentwicklung die Fortsätze des Aedeagussockels von *bisubulatus* (65) bei Reduktion des Schaftes (vgl. Abb. B 22) herzuleiten sind. Ebenso ließe sich eine Entwicklung der weiblichen Genitalarmatur von der von *flori* denken: durch Vergrößerung des Ausschnitts an der Ovipositorbasis (66) und Umbildung der Basalklappe (68) unter Erweiterung zu einem bohnenförmigen Kissen und zusätzlich Verlängerung der Fortsätze des Ventralrandes zu den bei *bisubulatus* entwickelten Flügeln (vgl. Abb. N 10 mit N 22).

In der *distinguendus*-Gruppe finden wir zwei Paar untereinander näher verwandter Taxa, von denen *franzi* und *gerensis* durch die synapomorphe Bildung von Fortsätzen am Aedeagussockel (68) die eine Gruppe bilden; parallel damit geht in der weiblichen Genitalarmatur die Größe und der Abstand der beiden Polster des Bka. Bei *franzi* stellt die Reduktion des Aedeagusshaftes (69) eine apomorphe Merkmalsausbildung dar; auch hier ist der Bau des Bka im Abstand der Polster damit korreliert.

Der lange, distal stark gekrümmte Aedeagusshaft von *curvatus* (70), parallel dazu die relative Höhe und der geringe Abstand der Polster des weiblichen Bka, kann

als plesiomorphe Merkmalsausprägung angesehen werden und der kürzere von *distinguendus* dagegen als apomorphe. Dies würde bedeuten, daß innerhalb der *distinguendus*-Gruppe zweimal konvergente Schaftreduktion anzusetzen wäre.

Rückblickend müssen wir feststellen, daß mit der Komplexität der bei *Jassargus* zu beobachtenden Strukturen innerhalb der Paralimninen ein derartig hohes Entwicklungsstadium erreicht ist, in dem die Rekonstruktion der Phylogenese allein auf morphologischer Basis nicht mehr möglich ist; denn auch nach den von SCHLEE (vgl. oben S. 121, Anm. 1) erarbeiteten Kriterien ist eine sichere Erkennung von Konvergenzen durch den Vergleich mit anderen Taxa nicht gegeben.

Da mit einer Aufteilung des Genus in selbständige Gruppen keine weitere Klarheit über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Paralimninen gewonnen wäre, sondern die bestehende Vielzahl der Gattungen nur noch vermehrt würde, ist deshalb hier auch darauf verzichtet worden. Durch die Einrichtung von zwei neuen Subgenera sollte aber doch den zu beobachtenden Entwicklungstendenzen innerhalb bestimmter Teilgruppen der Gattung Rechnung getragen werden.

Es bleibt abzuwarten, ob durch neue Untersuchungen, vor allem solche der Funktionsmorphologie und Genetik der Paralimninen, für die Aufhellung der verwandtschaftlichen Beziehungen weiterführende Ergebnisse erreicht werden können.

Nach einer kritischen Revision der Gattung hinsichtlich der Artberechtigung einiger Taxa und der Einrichtung von zwei neuen Subgenera, die die Entwicklungstendenzen innerhalb bestimmter Teilgruppen berücksichtigen sollen bietet die Systematik des Genus *Jassargus* ZV. folgendes Bild: Folgende Taxa können nicht mehr als "Spezies" geführt werden:

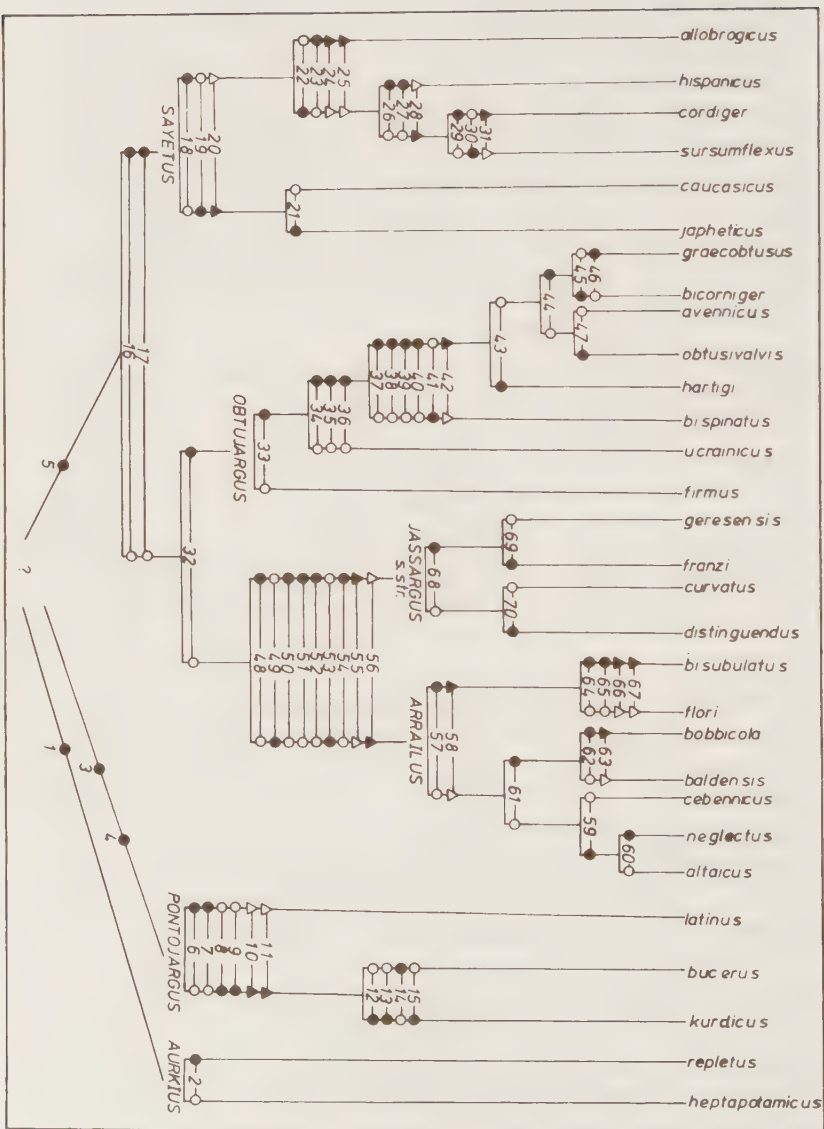
1. *Jassargus refractus* LOGV.; seine Identität mit *J. repletus* (FIEB.) wurde nach Untersuchungen des Holotypus festgestellt.
2. *Jassargus lunaris* LOGV.; ein von LOGVINENKO als *J. lunaris* determiniertes Tier wurde eindeutig als ein durch parasitäre Kastration abgewandeltes Exemplar erkannt, was schon nach den Abbildungen LOGVINENKO's (1961) zu vermuten war.

3. *Jassargus bavaricus* (RIB.); das die Art begründende Merkmal im Bau des Aedeagusschaftes liegt in der intraspezifischen Variationsbreite von *allobrogicus* und stellt in ihrem Auftreten keine geographisch begrenzte Variation dar.

Für die alten, bisher nicht wieder publizierten Taxa *Deltocephalus ignoscus* FIEB. und *Deltocephalus flebilis* FIEB. ist eine Verwandtschaft mit *Jassargus*-Taxa zu erwägen, die durch Untersuchung der Typusexemplare zu bestätigen wäre. Die z.Zt. beschriebenen 28 Spezies der Gattung *Jassargus* ZV. teilen sich auf folgende 6 Subgenera auf (Typusspezies unterstrichen):

- Jassargus* s. str.:      *J. distinguendus* (FL.), *J. curvatus* RIB., *J. geresensis* LD., *J. franzi* RE. S.
- Arrailus* RIB.:        *J. flori* (FIEB.), *J. bisubulatus* (TH.), *J. alpinus neglectus* (TH.), *J. alpinus carpaticus* LOGV., *J. alpinus alpinus* (TH.), *J. alpinus alemannicus* WG., *J. alpinus cebennicus* RIB., *J. altaicus* VILB., *J. baldensis* RE. S., *J. bobbi-cola* RE. S.
- Obtujargus* nov. sgen.: *J. obtusivalvis* (KBM.), *J. avennicus* RIB., *J. hartigi* (WG.), *J. bicorniger* (TH.), *J. graecobtus* RE. S., *J. hispinatus* (TH.), *J. firmus* LOGV., *J. ucrainicus* LOGV.
- Sayetus* RIB.:        *J. sursumflexus* (TH.), *J. cordiger* (RIB.), *J. allobrogicus* (RIB.), *J. hispanicus* RE. S., *J. caasicus* LOGV., *J. japheticus* EM.
- Pontojargus* nov. sgen.: *J. latinus* (WG.), *J. bucerus* DLAB., *J. kurdicus* RE. S.
- Aurkius* RIB.:        *J. repletus* (FIEB.), *J. heptapotamicus* MITJ.

Tabelle 1: Schema der verwendungsspezifischen Beziehungen innerhalb der Gattung *Jassargus* Zv. Pleisto-bzw. Apomorphien der Gd (○●), der Gg (△▲); Ziffern vgl. im Text.



## 7. Verbreitung, Ökologie und Biologie

Alle unsere Überlegungen zur Phylogenie waren von morphologischen Gesichtspunkten aus vorgetragen worden. Will man aber die Stammesgeschichte als Evolution von Arten, und nicht von "Merkmalen" auffassen, dann kann das Artareal, das geographische Verbreitungsgebiet einer Fortpflanzungsgemeinschaft nicht unberücksichtigt bleiben. Die Zoo-geographie kann nämlich die Phylogenie stützen, wenn sich aus dem heutigen Verbreitungsgebiet Hinweise auf seine historische Entstehung gewinnen lassen und damit die Möglichkeit eröffnet wird, den historischen Ablauf der Speziationsprozesse zu rekonstruieren.

Im vorliegenden Fall werden wir beim gegenwärtigen Kenntnisstand kaum über einfache Bestandsaufnahme der Vorkommen und ökologischen Bedingungen, unter denen die entsprechenden Spezies leben, hinauskommen. Die Frage, wie sich die aktuelle Verbreitung aus der Biologie der Organismen erklären läßt, wird dabei eher zu beantworten sein, als die andere Frage nach der historischen Entstehung des Verbreitungsbildes.

Da von den allermeisten Autoren die Ökosituationen der Organismen nicht durch die Angabe absoluter Werte beschrieben werden, sind die in der Literatur referierten Ergebnisse meist nur auf das jeweilige Vorkommen zu beziehen. Dies gilt auch für andere Daten (z. B. Nährpflanzen), da sekundäre Anpassungen an die Bedingungen anderer Biotope nicht auszuschließen sind.

Fundortmeldungen, die zeitlich vor der Klärung der Artgrenzen verschiedener Spezies liegen, sind besonders dann, wenn sie nicht ohne weiteres in das nach neueren Angaben erstellte Verbreitungsbild passen, kritisch zu prüfen.

Dies gilt in Sonderheit für *J. distinguendus* (FL.)

(Typus festgelegt durch LINDBERG 1937); *J. obtusivalvis*

(KBM.) (durch WAGNER 1939); *J. allobrogicus* (RIB.),

*J. sursumflexus* (TH.), *J. cordiger* (RIB.) (durch RIBAUT

1938); *J. alpinus*-Formenkreis (durch WAGNER 1958).

Soweit möglich, werden die Fundorte einzeln kartiert; wenn Verbreitungsareale zusammenhängend dargestellt werden, werden kritische Grenzen im Text diskutiert.

Die Literaturangaben konnten durch zahlreiche Funde verschiedener Spezies, insbesondere solcher mit süd-west-europäischer Verbreitung, aus der Sammlung REMANE entscheidend bereichert werden. In einigen Fällen sind dadurch entscheidende Fortschritte in der Feststellung der Arealgröße möglich gewesen. In der kartographischen Darstellung sind die eigenen und die Funde der aus der Sammlung REMANE stammenden Spezies durch ausgefüllte oder dick gedruckte Symbole gekennzeichnet. Meldungen, die vom Verfasser nicht nachgeprüft werden konnten und gegen deren Zuverlässigkeit Bedenken erhoben werden, sind mit einem "Fragezeichen" neben dem Symbol gekennzeichnet. Meldungen, deren Zuverlässigkeit sehr stark bezweifelt werden muß, sind durch ein einfaches Fragezeichen (ohne Symbol) eingetragen. Durch Schraffur zusammenhängend dargestellte Areale sind nur dann angegeben, wenn die Verbreitung gut belegt ist und auch nicht mit guten Gründen bezweifelt werden kann. In Punktlinien ausstreichende Schraffur zeigt die Unsicherheit der Verbreitungsgrenze an.

#### 7.1 *Jassargus* s. str. V.

Wir finden für die Spezies der *distinguendus*-Gruppe allopatrische Verbreitung, mit dicht aneinander stoßenden Arealen (Karte 1.2). Während *J. distinguendus* ein großes Areal, von West-Sibirien bis West- und Nordwest-Europa, besiedelt (Karte 1), leben die anderen, *J. curvatus*, *J. geresensis* und *J. franzi*, in + kleinen Arealen auf der iberischen Halbinsel im atlantischen bzw. montanen Bereich. Es muß dabei noch untersucht werden, ob es in Grenzbereichen zu mosaikartiger Verzahnung der Areale oder gar zu syntopem Auftreten zweier oder mehrerer Arten kommen kann:

*J. distinguendus* hat ein Vorkommen auf der Nordseite der Zentralpyrenäen, wobei noch offenbleiben muß, ob dieses

separiert ist oder in Kontakt mit dem Vorkommen im nördlichen Frankreich steht. Da im Gegensatz zu RIBAUT (1952), der als Verbreitungsangabe "toute la France" schreibt, sie in den wärmeren, besonders in den an das Mittelmeer angrenzenden Gebieten Frankreichs einschließlich der Cevennen und den Südwest-Alpen zu fehlen scheint, wäre eine Verbindung zum nördlichen Verbreitungsgebiet vermutlich in West-Frankreich zu suchen. Im Süden wären Kontaktzonen mit den benachbarten Arten möglich: einerseits mit *curvatus* in den Ost-Pyrenäen und andererseits mit *franzi* im Bereich der West-Pyrenäen. Zudem könnte es zwischen *franzi* und *curvatus* zu Überschneidungen kommen in den Südwest-Pyrenäen (bei Jaca noch *curvatus*, im Valle Roncal bereits *franzi*) sowie in einem größeren Bereich im kantabrischen Küstengebirge zwischen *franzi* und *gerensis*.

Zur Deutung dieses Verbreitungsbildes sind zwei Möglichkeiten denkbar:

1. Im Zuge der pleistozänen Kältevorstöße kam es zu sukzessiven Einwanderungswellen der Ursprungspopulation in den Norden der iberischen Halbinsel, die dort jeweils auf die vorher abgedrängten Populationen der vorangegangenen Einwanderungswellen stießen. Infolge inzwischen eingetretener Speziation konnten sie sich jedoch mit diesen nicht mehr vermischen.
2. Die andere Erklärungsmöglichkeit könnte davon ausgehen, daß eine Ursprungspopulation durch einen (oder mehrere) Kältevorstoß disjunctiert wurde. Im Raum der iberischen Halbinsel wurden verschiedene Populationen separiert und machten Speziationsprozesse durch, so daß nun *gerensis* im Westen, *franzi* im Norden und *curvatus* im Nordosten der iberischen Halbinsel als selbständige Spezies vorkommen.

Verbreitung von *J. distinguendus* (Karte 1):

Im Norden bis Island (OSSIANNILSSON 1947, 1948); England, Schottland, Wales. Irland (LE QUESNE 1969); Norwegen (OSSIANNILSSON 1946); Schweden (aus ganz Schweden gemeldet,

außer den Provinzen Gästrikland, Hälsingland, Medelpad, Härjedalen und Norbotttn; offenbar fehlt sie auf Gotland - OSSIANNILSSON persönliche Mitteilung); Finnland (LINDBERG 1943, LINNAVUORI 1969 in der westl. Provinz Österbotttn); Dänemark (WAGNER 1935, KUNTZE 1937).

Holland, Belgien (NAST 1972); die Angabe RIBAUT's (1952) "toute la France" ist problematisch, insofern als aus dem mittleren Frankreich keine neueren Meldungen vorliegen; die Südwest-Grenze bilden die Pyrenäen (Arreau, Ax-les-Thermes, Dptmt. Ariège, REMANE leg.).

Am Alpennordrand werden nur Vorkommen aus dem Vorland und den Voralpen gemeldet (FISCHER 1972, WAGNER 1961); zwar meldet sie MOOSBRUGGER (1946) noch aus dem Vorarlberg (Feldkirch, Muttersberg 1400 m), aber in den inneren Alpentälern scheint sie zu fehlen.

Im Osten: Böhmen, Mähren, Slowakei (DLABOLA 1954, MUSIL 1961); Nordwest-Karpaten (Beskiden, Hohe Tatra; SMRECZYNSKI 1954); Mecklenburg, Pommern (KUNTZE 1937, WAGNER 1935, 1941); Estland, Littauen, Lettland (VILBASTE 1964, 1974); europäisches Rußland und West-Sibirien (RIBAUT 1952, NAST 1972). Sie fehlt auf dem Balkan, der iberischen und der Apennin-Halbinsel (die Meldungen von SERVADEI 1967 von südlich der Alpen aus Piemonte sec. FERRARI 1882, Trentino-Alto und Adige sec. COBELLI 1909 liegen zeitlich vor der eindeutigen Determination der Typen und werden durch neuere Meldungen nicht bestätigt; sie bedürfen der Überprüfung).

In Mitteleuropa kommt *distinguendus eurytop* in meso- bis hydrophilen Gebieten, vor allem Wiesen vor (MARCHAND 1953, SCHIEMENZ z. B. 1964, 1965, 1969, 1971, VILBASTE 1964), meidet ausgesprochen nasse Wiesen (EMMERICH 1966) und xerophile Trockenrasen (SCHIEMENZ 1969). REMANE (1958), TRÜMBACH (1959), EMMERICH (1969) melden sie auch aus dem

Unterwuchs von Kiefern-mischwäldern. In unseren Klimaten normalerweise bivoltin (Imagines der 1. Generation Anfang Juni bis Mitte August; 2. Generation Anfang August bis November, in Süd-England nach WALOFF & SOLOMON (1973); ähnlich SCHIEMENZ 1969) ist nach eigenen Beobachtungen nicht

auszuschließen, daß zeit- und stellenweise auch noch eine unvollständige 3. Generation hervorgebracht wird. In Island und höheren Lagen der Alpen wird die Art wohl univoltin sein. Als Futterpflanzen fanden WALOFF & SOLOMON (1973) *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina* und *Holcus mollis*; offen ist, wie breit das Spektrum der von distinguendus genutzten Gramineen ist, da die Art auch auf anderen (z. B. *Aira flexuosa* und *Nardus spec.* vorkommen kann).

J. curvatus (Karte 2) ist eine Art mit beschränkter Verbreitung im Osten der Pyrenäen, im katalonischen Bergland sowie im iberischen Scheidegebirge. Neben dem Typusfundort Dptmt. Pyrenées orientales (Argelès, Vernet-le-Bains, RIBAUT 1952) auf der Nordseite des Hauptkammes fand sie REMANE bei Arles S'Tech; Chaos de Targassone, niedere Lagen am Nordrand des Mont Canigou. Südlich des Kammes von der Provinz Gerona (la Junquera) über die Provinz Lerida (Coll de Nargo, Col de Faidella, Villaler) bis in die Provinz Huesca (Coll d'Espinar, Castejon de Sos, Bielsa, Biescas östlich Jaca - alle REMANE leg.). Ob die Art noch weiter nach Westen und Süden verbreitet ist, ist z. Zt. nicht bekannt. Nachdem sie aber auch im iberischen Scheidegebirge gefunden ist, Provinz Burgos, Monterrubbio in der Sierra Demanda (REMANE leg.), wird man eine weiter westliche Verbreitung erwarten dürfen.

J. franzi (Karte 2) ist bis jetzt nur vom Südrand der West-Pyrenäen bis ins kantabrische Küstengebirge bekannt: Provinz Pamplona (Valle de Roncal; Venta de Arraco, 1300 m; Uztarroz, 950 m) Provinz Santander (Corconte, bei Reinosa, Sierra de Cordel, Cabuerniga, Puntenansa, La Lastra, Espinama); Provinz Oviedo (Covadogna, Cabo Vidio zwischen Luarea und Aviles).

Nach der bisher bekannten Literatur ist J. geresensis (Karte 2) eine Art des nördlichen und mittleren Portugal:

Minho: Albergaria; Tras-o-Montes: Gerez, LINDBERG 1960; Beira-Littoral: Bussaco; Estremadura: Sintra westlich Lissabon, QUARTAU & RODRIGUES 1968. Es hätte sich also um eine lusitanische Art handeln können. REMANE jedoch stellte die Art außer an weiteren portugiesischen Fundorten (Provinz Viseu: Vouzela und Serra do Caramulo; Provinz Leiria: Pombal) auch im Nordwesten Spaniens fest, wo sie über die Provinzen Pontevedra (Catoira) und Lugo (Mandonedo, Monterroso, Samos, Puerta de Piedrafita) bis in den Bereich südlich der Picos de Europa nach Osten reicht (Provinz Leon: Puerta Samiedo, Puerta Ventana, Puerta del Ponton, Puertade San Glorio), wobei der letzte dieser Fundorte nur knapp 10 km südlich eines Vorkommens von *J. franzi* (Espinama) liegt.

Einen weiteren Ostausläufer des Verbreitungsgebietes zeigt die Art im Bereich der zentralen Sierrren. Sie reicht hier über den Bereich der Sierra de Gata und Sierra de la Peña de Francia (La Alberca, El Cabaco, Provinz Salamanca) bis in den Nord-Westen der Sierra de Guadarama (El Espinar, Provinz Segovia). Keine Funde liegen bis jetzt vor aus dem Bereich der spanischen Hochebene und von südlich des Tejo.

## 7.2 *Obtujargus* subgen. nov.:

Innerhalb dieser Gruppe ist die Determination und Abgrenzung einzelner Spezies gegeneinander nicht unproblematisch, sodaß vor allem im Bereich der aneinanderstoßenden Arealgrenzen Fehldeterminationen zwischen *J. obtusivalvis* und *J. avennicus* im Bereich der Provence (Frankreich) einerseits und zwischen *J. obtusivalvis*, *J. bicorniger* und *J. graecobtus* in Südost-Europa andererseits nicht auszuschließen sind. Da es im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich war, alle Literaturangaben zu verifizieren, werden nur die dem Verfasser vorliegenden oder ihm sicher verbürgten Funde zur Abgrenzung benachbarter Arten benutzt und die in der Literatur referierten Meldungen daran geprüft. Soweit bis jetzt bekannt, leben die fünf untereinander nächst verwandten Arten der *obtusivalvis*-Gruppe allopatrisch

(Karte 3,4,5 ). An das große, von Süd-Rußland bis Südwest-Frankreich und den Westen der iberischen Halbinsel reichende obtusivalvis-Areal schließen sich im Südwesten des Alpenbogens das Areal von avennicus, in den Südost-Alpen das von bicorniger und in Nord-Griechenland das von graecobtusum an; auf der Südseite der Alpen besiedelt J. hartigi (Karte 5) ein nur wenige Quadratkilometer großes Areal (Lombardia, Südhang des Monte-Baldo östlich des Garda Sees). Während in West-Europa die Nord- und Nordwest-Grenze des obtusivalvis-Areals und der Grenzbereich zu avennicus etwas besser untersucht sind, obwohl auch hier noch detaillierte Untersuchungen zur Klärung der Verhältnisse nötig sind, gibt es in Südwest- und Süd-Europa sowie auf der Apennin-Halbinsel noch viele offene Fragen. Im Tal der Rhône ist in dem zwischen Cevennen und ligurischen Alpen ausgedehnten avennicus-Areal eine Vermischungszone mit obtusivalvis zu beobachten, die sich in den männlichen Genitalarmaturen in einer + kontinuierlichen Veränderung der Greifkante am distalen Ende der Seitenloben des Pygofors manifestiert (vgl. Abb. J 6 a, b). Die Artberechtigung von avennicus wäre daraufhin neu zu diskutieren, da offenbar die obtusivalvis- und avennicus-Populationen noch nicht vollständig isoliert sind. Ungeklärt ist auch die Größe des avennicus-Areals. Funde aus den ligurischen Alpen auch jenseits des Alpenkammes lassen vermuten, daß die Verbreitung entlang der ligurischen Alpen, u. U. bis weit in den Apennin, nach Süden reicht. Die Meldungen von obtusivalvis aus dem Nordwesten und Süden der Apennin-Halbinsel (aus Ligurien, Piemonte, Emilia, Toscana, Lazio sec. SERVADEI 1967) bedürfen daher alle der Überprüfung. Eine sichere Meldung von obtusivalvis auf der Alpensüdseite liegt von westlich des Garda-Sees vor (Lombardia: Tremosine, Molina di Ledro; REMANE leg.; SERVADEI (1972/73) meldet sie aus dem Valmalenco).

Als Erklärung dieses Verbreitungsbildes ist denkbar: durch pleistozäne Kältevorstöße kam es zur Disjungierung eines ursprünglich zusammenhängenden Areals, wobei ein großer Teil der Populationen nach Osten abgedrängt wurde. Eine

Restpopulation wurde in Warmtälern der Süd-Alpen separiert und differenzierte sich dort zu hartigi, eine weitere Population konnte sich in Süd-Frankreich halten (oder sie zog sich auf die Apennin-Halbinsel zurück und stieß von dort aus wieder nach Nord-Westen in den provenzalischen Bereich vor). Auch das Vorkommen von *graecobtus* im nördlichen Griechenland könnte eine solche Restpopulation sein. Im Zuge einer oder mehrerer postglazialer Einwanderungswellen von Osten her, wo inzwischen weitere Differenzierungen stattgefunden hatten, erreichten diese Populationen wieder die Südost-Alpen und West- sowie Südwest-Europa, wo sie bis in den Westen der iberischen Halbinsel vordrangen. Möglicherweise haben dort einzelne separierte Populationen weitere Entwicklungen durchgemacht (vgl. z.B. die Population aus der Provinz Beira, Manteigas, Serra d'Estrella, REMANE leg.; Abb. B 5a). In Südost-Frankreich stieß die Einwanderungswelle dagegen auf die Reliktpopulation, die sich dort gehalten hatte, ohne sich morphologisch wesentlich zu verändern (s.o. S.152). Da aber morphologische Differenzierung schneller abgelaufen ist<sup>1)</sup> als die Ausbildung von Isolationsmechanismen<sup>2)</sup>, kam es in den sekundär wieder entstandenen Überlappungszonen der Areale damit zu Genvermischung und der daraus resultierenden Merkmalsgradation.

Mangels detaillierter Kenntnis der Verbreitung läßt sich heute noch nicht sagen, wie das in seiner Ausdehnung z. Zt. nicht übersehbare Areal von J. bicorniger (Karte 5) entstanden, ja überhaupt gegenüber dem von *obtusivalvis* im Norden und dem von *graecobtus* im Südosten abzugrenzen ist. Die Meldungen liegen einerseits im Bereich der Südost-Alpen bzw. des Alpenvorlandes (Triest, Borst und Bazavica sec. THEN 1896 und Südost-Rand der karnischen Alpen, Provinz

---

1) Auf das Phänomen, daß häufig die Form mit großem Verbreitungsareal funktionsmorphologisch weiter differenziert ist als die kleineren Randpopulationen, weist auch DARLINGTON 1970: 5 hin.

2) Ein allgemeines, häufiger zu beobachtendes Phänomen; vgl. MAYR 1963: 374.

Friuli: Tolmezzo, REMANE leg.), andererseits meldet sie LOGVINENKO (1963 a) aus der Ukraine. Eine weitere, östliche Verbreitung ist daher nicht auszuschließen, so daß die Meldungen von obtusivalvis aus Südost-Europa (Rumänien, Rila Gebirge, LINDBERG 1949; Jugoslawien, Bulgarien, Ungarn, Griechenland, Moldau-Republiken, Ukraine, Grusinien, Azerbeidžan sec. NAST 1972) alle überprüft werden müssen, da eine Verwechslung auch mit graecobtusius nicht auszuschließen ist. Dies gilt auch für eine obtusivalvis-Meldung aus Nord-Afrika (Algerien sec. RIBAUT 1952) und aus der Türkei (Anatolien, DLABOLA 1957).

Verbreitung von J. obtusivalvis (Karte 3): Von Südrußland aus reicht das Areal am Nordrand der Nordwest-Karpaten und Beskiden entlang des Nordrandes der Mittelgebirge (Riesengebirge, Erzgebirge) bis in das Gebiet des Kyffhäuser südlich des Harz unter Meidung der atlantisch beeinflussten Norddeutschen Tiefebene nach Westen (vgl. SCHIEMENZ 1965. 1969; DLABOLA 1954, OKALI 1960, MUSIL 1961). Fennoskandien und England werden nicht besiedelt. Inwieweit eine Meldung aus dem Nordwesten Frankreichs (Dptmt. Calvados, RIBAUT 1952 sec. POISSON) zutrifft, muß daher überprüft werden. Wenn man der Meldung aus dem klimatisch günstigen Pariser Becken (Dptmt. Seine, RIBAUT 1952 sec. MORÈRE) glauben darf, wird hier die Nordwest-Grenze zu suchen sein.

Weiter südlich liegen Funde im hessischen Bergland, Nahe-tal und Rhein-Main-Gebiet (REMANE leg., SCHULZ leg.). Unter Meidung der höheren Lagen der Mittelgebirge findet man sie im Oberrheingebiet (Dptmt. Bas-Rhin, Belfort sec. RIBAUT 1952; Kaiserstuhl, REMANE leg.; Tübingen, Vorland der schwäbischen Alp sec. SCHWOERBEL 1966) bis hinein in die warmen Täler der Nordwest-Alpen (Dptmt. Haute Savoie: Samoëns (700-1200 m), Cirque de Fronts (1300 m), Le Criou (1500 m) sec. VILLIERS 1971; Dptmt. Ain, Rhône sec. RIBAUT 1952). Unter Aussparung des provenzalischen und eigentlich mediterranen Bereichs (auch

avennicus kommt nicht an der Küste vor) umläuft die Verbreitung die Cevennen offenbar im Westen (Dptmts. Hte. Loire, Puy-de-Dôme, Dordogne sec. MAILLET 1956, 1959; Aveyron sec. REMANE) und reicht von deren Südrand (Dptmts. Haute Garonne, Tarn sec. RIBAUT 1952) in mittleren Lagen der Pyrenäen-Nordseite (Dptmt. Aude: Axat; Dptmt. Pyrénées orientales: Arles s'Tech, REMANE leg.). Einzelne Populationen kommen im Norden und Westen der iberischen Halbinsel vor (Provinz Santander: östlich der Picos de Europa im Bereich der Sierra de la Peña Sagra bei Salceda; Provinz Burgos: Sierra Demanda, nordwestlich des Pico de Urbion, und in der Provinz Guarda: Serra d'Estrella, Mantegás, REMANE leg.). Weitere Vorkommen auf der iberischen Halbinsel sind nicht ausgeschlossen.

Am Alpen-Nordrand noch im Vorarlberg (Christenberg sec. MOOSBRUGGER 1946) reicht sie über den ganzen warmen Nordost-Alpenbereich (sec. WAGNER 1961) bis in das Wiener Becken (Burgenland: Illmitz, Stopfenreuth, REMANE leg.). Außer dem Fund östlich des Garda-Sees (vgl. oben) ist weiter nichts über die Verbreitung in den Südost-Alpen bekannt.

Von einigen Autoren wird *J. obtusivalvis* als thermophile Art angesehen, die in Mittel-Europa typisch für Trockenrasen-Biotope ist (z. B. WONN 1955, SCHIEMENZ 1965, 1969). Nach SCHIEMENZ (1969) ist sie in Mittel-Europa bivoltin (Imagines der 1. Generation Ende Mai - Mitte August, 2. Generation Ende August - Anfang November; vgl. auch MAILLET 1959). In weiter südlichen Gebieten kommt es möglicherweise nicht nur zu einer im Ei stadium überdauernden Winterpause: aus Fängen aus dem französischen Dptmt. Aude (Axat, REMANE leg.) stammt ein ♀ von *obtusivalvis*, in dessen Abdomen sich eine Strepsipteren-Puppe mit einem schlupfbereiten Strepsipteren - ♂ fand<sup>1)</sup>. Infolge des Infektionsmechanismus der Strepsipteren (die infektiösen Larven des 1. Stadiums dringen in Zikadenlarven ein)

---

1) vgl. auch REMANE & SCHULZ, 1973: 109 .

könnte hier also an eine Larval- oder Imaginal-Überwinterung gedacht werden.

Als Futterpflanzen meldet WONN (1955) *Koeleria glauca*, *Stipa capillata* und *Bromus tectorum*; bei Marburg fand sie der Verfasser auf *Poa compressa*, worauf er die Art für die Kopulationsexperimente halten und Nahrungsaufnahme sowie Eiablage beobachten konnte.

Das Areal von J. avennicus (Karte 4) ist im Norden und Westen von *obtusivalvis*-Populationen begrenzt. Neben dem Typusfundort (Dptmt. Vaucluse: Morières, RIBAUT 1952) fand sie REMANE an weiteren Orten: Ostrand der Cevennen (Dptmt. Ardeche: le Vans, Col de Mas de l'Air), Rhôneal (Dptmt Gard: Nîmes, St. Nazaire, Pont St. Esprit; Dptmt. Drôme: Donzère, Montelimar; Dptmt. Vaucluse: Avignon), im Südwest-Alpenbereich (Dptmt. Hautes Alpes: La Breole; Dptmt. Var: St. Maximin; Dptmt. Alpes maritimes: La Bollène im Tal der Durance, Luceram; Italien Liguria: Vievola, Carpasio).

Über die Größe der Überlappungszone zu *obtusivalvis* ist bis jetzt nur bekannt, daß die männliche Genitalarmatur bei Pont Saint Esprit noch reinen *avennicus*-Aspekt zeigen, die Verbreiterung der Greifkante bei Donzère schon deutlich (Abb. J 6a), bei Montelimar (Abb. J 6b) noch weiter fortgeschritten ist und bei Servès reinen *obtusivalvis*-Aspekt hat (vgl. S. 48 f).

J. graecobtusus ist bislang nur aus Nord-Griechenland bekannt; eine weitere Verbreitung ist aber wahrscheinlich. Neben dem Typusfundort im Nomos (= Distrikt) Florina (Oxia bei Mikrolimni am kleinen Prespa-See, 900 m; daneben Antartikon 1400 m - 1600 m, Kortas) im Nordwesten Mazedoniens fand sie REMANE weiter südöstlich bis in das Gebiet des Olymp: Nomos Kastoiira (westl. Aposkepos), Nomos Kozani (südl. Grevena, 550 m). Nomos Trikala (Kalampaka), Larissa (östl. und südöstl. des Olymp, Prionia, 1000 m; Leptokarya, 200 m; Karya, 900 m). Es ist nicht auszuschließen, daß ähnlich wie in Südwest-Frankreich beim

obtusivalvis-avennicus-Übergangsgebiet auch eine Gradationszone zwischen bicorniger bzw. obtusivalvis und graecobtusius auf dem Balkan existiert (Karte 5). Während alle näher verwandten Spezies der obtusivalvis-Gruppe allopatrisch zu leben scheinen (die Arealgrenzen zwischen bicorniger und graecobtusius müssen noch ermittelt werden), kommt offenbar sogar syntop mit bicorniger (s. S. 168) der entfernter verwandte J. bispinatus vor: in der Umgebung von Triest sec. THEN 1896, auch Kocina bei Triest (STRITZKE leg.), weiter in Istrien nördlich Rovinj (TISCHLER leg.); vgl. Karte 5.

J. ucrainicus und J. firmus (Karte 5) sind bis jetzt nur aus dem Südwesten und Süden der UdSSR bekannt; J. ucrainicus aus der Ukraine, Krim, Kasachstan (vgl. auch MITJAEV 1971); J. firmus von der Krim, Krasnodar, Georgien, Azerbeidžan (LOGVINENKO persönliche Mitteilung).

### 7.3. Arrailus RIB.:

Neben ausschließlich allopatrischer Verbreitung in der alpinus-Gruppe (Karte 6) kommt es zu syntoper Verbreitung zwischen flori und Angehörigen der alpinus-Gruppe und zu Sympatrie zwischen bisubulatus und flori sowie der alpinus-Gruppe. Dies deutet auf eine entferntere Verwandtschaft der genannten Taxa hin.

Während flori den ganzen Westen und Nordwesten der Paläarktis besiedelt und im warmen Bereich des Mittelmeerraumes fehlt, ist J. bisubulatus offenbar auf Italien und die Süd-Schweiz beschränkt, wenn nicht in Zukunft weitere Funde auf dem Balkan seine Verbreitung dort feststellen (Karte 7). Von der Apennin-Halbinsel aus, wo die Verbreitung bis in die südliche Provinz Puglia gemeldet ist (SERVADEI 1967), erreicht die Art die Alpen im Gebiet des Garda-Sees (Riva und Tremosine, REMANE leg.) und zieht dort hoch in Süd-Tirol bis Naturns

(REMANE leg.) und bis in das Val Malenco (Lombardia, SERVADEI 1972). Im nordwestlich der Po-Ebene gelegenen Alpen-Bogen zwischen dem Valle Maggia (Tessin), Valle Vigezzo (Piemonte, REMANE leg.) und den ligurischen Alpen (Liguria: Delmonate westlich Cuneo, REMANE leg.) könnte eine Auslöschungszone liegen, da sichere Meldungen aus diesem Gebiet nicht vorliegen.

J. flori (Karte 6) besiedelt offenbar ganz Fennoskandien: Norwegen (Bezirk Mandal, Hardanger Vidda, Halse, Skibottn sec. OSSIANILSSON 1943, 1974); Schweden (in allen Provinzen außer Dalsland, Bohuslän, Gästrikland, Västerbottn, Norbottn sec. OSSIANILSSON 1942, 1946, 1953 und persönliche Mitteilung; REMANE fand sie als einzige Jassargus-Art auf Gotland); FINNLAND (in fast allen Provinzen gemeldet, LINDBERG 1949, 1952 e; KONTKANEN 1949); Dänemark (sec. OSSIANILSSON 1946).

Die britischen Inseln werden außer Irland ganz besiedelt (LE QUESNE 1969); vom Baltikum (VILBASTE 1974) reicht die Verbreitung durch die Norddeutsche-Tiefebene nach Westen bis in die Niederlande, Belgien und in Frankreich bis an die Pyrenäen, die offenbar nicht überschritten werden (RIBAUT 1952, NAST 1972). In den West-Alpen geht sie bis in subalpine Lagen (Dptmt. Haute Savoie: Samoëns 1300 m, sec. VILLIERS 1971). Von den Zentralalpen (Vorarlberg MOOSBRUGGER 1946) bis in die Nordost-Alpen (WAGNER 1961) und in das Wiener Becken (Burgenland, Illmitz, REMANE leg.) bis in die Provinz Giulia; die Meldungen aus Süd-Italien (Basilicata, Calabrien sec. SERVADEI 1967) liegen so weit außerhalb des bekannten Areals, daß sie erst nach erneuter Überprüfung als gesichert angesehen werden können. Sichere Meldungen vom Balkan fehlen; NAST (1972) meldet sie noch für die Ukraine.

Verschiedene Autoren sprechen dieser Spezies eine ausgesprochen große ökologische Valenz ähnlich der von J. distinguendus zu. Nach DLABOLA (1954) besiedelt sie alle Arten von Grasland, von Trockenrasen bis hin zu

ausgesprochen sumpfigen Wiesen, die *J. distinguendus* (in England) schon nicht mehr besiedelt (WALOFF persönliche Mitteilung), aber auch bewaldete Biotope (vgl. LINNAVUORI 1952a, WAGNER 1961, SCHIEMENZ 1969, VILBASTE 1974). Nach WAGNER (1961) reicht sie in den Alpen bis in subalpine Lagen oberhalb 1200 m (vgl. VILLIERS 1971). TRÜMBACH (1958) fand sie auf *Festuca ovina*; nach WALOFF (persönliche Mitteilung) werden auch *Festuca rubra* und *Aira flexuosa* angenommen. In den mittleren Lagen Mitteleuropas ist die Art bivoltin (Imagines der 1. Generation Anfang Juni - Anfang August; 2. Generation Mitte August - Mitte Oktober; vgl. SCHIEMENZ 1969); ob sie in höheren Lagen der Alpen und in entsprechenden Klimaten Skandinaviens nur univoltin ist, ist wahrscheinlich, aber noch nicht geklärt.

Die Verbreitung der Angehörigen der *alpinus*-Gruppe (vgl. Karte 8) reicht quer durch die ganze Paläarktis und entspricht in Mittel-Europa dem boreo-montanen Verbreitungstyp<sup>1)</sup>, der auch für zahlreiche andere, montan bis alpin angepasste Insekten-Taxa beobachtet wurde (vgl. z. B. HOLDHAUS 1939 für Coleoptera).

Die östlichste Art ist *J. altaicus*, die vom Ussuri-Gebiet (Maritime Territory, VILBASTE 1968) nach Westen bis in den Altai verbreitet ist und dort mit dem Areal von *alpinus neglectus* unter mosaikartiger Verzahnung der Areale zusammenstößt (VILBASTE 1965). Das Areal von *J. alpinus neglectus* reicht vom Altai aus nach Westen bis in die nordöstlichen Voralpen (nach WAGNER 1961, oberhalb 800 m), den Böhmerwald, sowie Erzgebirge, Sudeten und Beskiden über Ostpreußen und das Baltikum (VILBASTE 1974) bis nach Nordskandinavien. Wie weit *alpinus neglectus* in Skandinavien verbreitet ist, ist bis jetzt noch ungeklärt; nachgewiesen ist er bis jetzt nur aus den Provinzen Lykseele Lappmark, Torne Lappmark, Norbottn (LINNAVUORI 1969, OSSIANNILSSON, persönliche

---

1) Zur Charakterisierung dieses Typs vgl. DE LATTIN 1967: 416 f.

Mitteilung). Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes verändert sich der Bau der männlichen Genitalarmaturen nur wenig (vgl. Abb. C 10.1 a, b mit Abb. C 10.5, die von LOGVINENKO als ssp. *carpaticus* beschriebene Karpatenform, und mit Abb. C 11).

Im Bereich der deutschen Mittelgebirge und der Ost- und Zentral-Alpen folgt dann aber eine Zone deutlicher Merkmalsgradation in der Länge des Aedeagusschaftes, die WAGNER (1958) zum Anlaß genommen hatte, die Populationen verschiedener Gebiete als Subspezies einer Rassenkette aufzufassen: J. alpinus alpinus als Form der Ost-Alpen und des Harzes (dazu würde auch eine Population aus der Rhön (Schwarzes Moor, Hessen, REMANE leg.) gehören) und J. alpinus alemannicus als Form des Hoch-Schwarzwaldes, des Allgäu, Nord-Tirols und nach RIBAUT (1959) auch der Vogesen (vgl. Abb. C 10.2 a, b, c mit Abb. C 10.3).

Als Art der Cevennen und des französischen Zentralmassivs sollte sich dann J. alpinus cebennicus anschließen.

Dessen Verbreitungsgebiet (Puy-de-Dôme, Haute Loire sec. RIBAUT 1952) scheint aber größer zu sein, als bis jetzt bekannt. REMANE fand ihn außer in den Cevennen (Dptmt. Lozère: Le Bleyard, 1380 m; Mt. Aigual, 1440 m) auch in den Südwest-Alpen (Alpes maritimes: oberes Caramagne-Tal, L'Audoubert-Massiv und jenseits der Wasserscheide in Piemonte auf der Nordseite des Col di Tenda) und im kantabrischen Küstengebirge (Provinz Santander: Sierra de Cordel). Bemerkenswerterweise liegen keine Meldungen aus den Pyrenäen vor, obwohl ein Vorkommen dort zu erwarten wäre<sup>1)</sup>. Die Populationen der Südwest-Alpen, der Cevennen und des kantabrischen Küstengebirges unterscheiden sich im Bau der männlichen und weiblichen Genitalarmaturen nicht (Abb. C 10.4).

---

1) Völlig abweichend von der bekannten Verbreitung sind Meldungen von *cebennicus* aus den nord-italienischen Provinzen Friuli-Venetia, Giulia (SERVADEI 1967), nach WAGNER das Verbreitungsgebiet von *alpinus alpinus*; MANCINI (1958) meldet *neglectus* aus Piemonte (Cour mayeur); hier wäre *cebennicus* zu erwarten.

Als kleinere, separierte Reliktpopulationen liegen am Alpensüdrand noch die sehr kleinräumigen Areale von J. baldensis im Monte-Baldo-Massiv (östlich des Garda-Sees) und von J. bobbicola in den Bergamasker Alpen (Lombardia: Piani di Bobbio) (Karte 8). Beide Arten scheinen streng allopatrisch zu leben.

Am Südrand der Alpen konnten eine ganze Reihe kleinräumiger, gegeneinander separierter Areale von verschiedenen Insekten-Taxa nachgewiesen werden. HOLDHAUS (1954) wies die Entstehung solcher Areale durch Separation und dadurch bewirkte Isolation auf das Eis überraschenden Nunatakkern während der Vereisung der Alpen für die Carabiden-Gattung *Trechus* CLAIRV. (Coleoptera) nach; dabei kommt auch eine Art (*Trechus pumilus* JEANN.) nur auf dem Monte Baldo vor (HOLDHAUS l. c. S. 68). Für Zikaden ist aber ein Überdauern der Vergletscherung auf Nunatakkern wegen des viel zu geringen Nahrungsspektrums nicht anzunehmen. Viel wahrscheinlicher ist eine Separation in Warmtälern und postglaziale Neubesiedelung der höheren Lagen. Für *J. hartigi* (vgl. S. 167) könnte man eine ähnliche Separation in Erwägung ziehen.

Die Verbreitung der anderen Taxa wurde von WAGNER (1958) als Ausdruck eines noch nicht abgeschlossenen Speziationsprozesses interpretiert: vom französischen Zentralmassiv soll sich eine Population nach Norden und Osten ausbreiten und in diskontinuierlichen Verbreitungsarealen eine geographische Rassenbildung durchmachen, die sich in einer Abnahme der Länge des Aedeagusschaftes längs der Ausbreitungsrichtung von Westen nach Norden bzw. Osten manifestiere. Diese Erklärung erscheint aber wenig wahrscheinlich. Sie vermag nicht recht zu erklären, wie es einerseits zur hohen Konstanz der Schaftlänge der *cebennicus*-Population zwischen kantabrischem Küstengebirge und Südwest-Alpen kommt und andererseits zur hohen Konstanz bei *neglectus* von den Ost-Alpen bis zum Ussuri-Gebiet; ebenso ungeklärt ist die Entstehung der diskontinuierlichen Areale. Dagegen könnte man mit der Annahme einer Gen-Introgressions-

zone zwischen zwei Populationen, nämlich *cebennicus* im Westen und *neglectus* im Osten, unter Bildung eines "hybrid belt" in den Alpen und den Mittelgebirgen bis zum Harz den Phänomenen besser gerecht werden.

In diesem Falle wäre die Gradationszone zwischen beiden Populationen nicht auf akute Artbildungsprozesse ("primary intergradation" sensu MAYR 1963: 369) zurückzuführen, sondern auf ein sekundäres Treffen von zwei noch nicht vollkommen isolierten Populationen ("secondary intergradation"): Während der pleistozänen Kaltzeiten haben beide in den Ebenen Hybridpopulationen gebildet, die in den postglazialen Epochen aber dort ausgelöscht wurden und sich in Mittel-Europa nur in höheren Lagen halten konnten. So kommt es im rezenten Verbreitungsbild in den Alpen zu einem + kontinuierlichen Faktorengefälle zwischen den westlichen Populationen (großer *cebennicus*-Anteil) und den östlichen Populationen (großer *neglectus*-Anteil), sowie zu den separierten Populationen von Rhön und Harz.

Während bei den ♂♂ ein + kontinuierliches Gefälle ungeklärter Ursache zu beobachten ist, ist im Bau der weiblichen Genitalarmaturen kein Unterschied zwischen *cebennicus*, *alpinus* und *neglectus* festzustellen. Dagegen zeigen bei *alemannicus* die Ovipositorbasen der Population aus dem Hochschwarzwald einen deutlich längeren V-Ausschnitt als die Population aus Nord-Tirol (vgl. Abb. N 10.1, 10.2, 10.3, 10.4), die ganz wie bei *neglectus* gebaut sind. Zu prüfen bliebe, ob in den Alpen wirklich die von WAGNER angenommene Diskontinuität der Areale der einzelnen Subspezies besteht. Wenn sich diese Diskontinuität besonders für die Nordwest-Alpen bestätigen sollte, dann müßte man annehmen, daß in diesem Bereich den in das tiefer gelegene Tundral abgedrängten Populationen die postglaziale Wiederbesiedlung der höheren Lagen nicht gelungen ist.

Über die Biologie dieser Taxa ist nur wenig bekannt: sie besiedeln sowohl halbschattige Waldgrasfluren als auch offene, aber nicht zu trockene, subalpine und alpine Matten. Über die Generationenzahl liegen keine sicheren Daten vor, doch darf man wohl bezweifeln, daß an den oberen Grenzen des Vorkommens mehr als eine Generation hervorgebracht werden kann.

#### 7.4 Aurkuis RIB.:

J. repletus ist eine Art mit großem Verbreitungsareal (Karte 9), dessen Zentrum im Osten der Paläarktis liegt und von Korea über den Dschungarischen Ala-Tau (Kasachstan, MITJAEV 1971), wo auch das Verbreitungsgebiet des nach MITJAEV nahe verwandten J. heptapotamicus liegt, über die Krim (LOGVINENKO 1965) bis in die Alpen zieht. Im Baltikum meldet sie VILBASTE (1974) aus Lettland; nach NAST (1972) kommt sie auch in Polen vor. Möglicherweise liegt die Verbindung zu der aus den Ost-Alpen bekannten Verbreitung im Osten bzw. Südosten der Mittelgebirge. Als westliche Verbreitungsgrenze fand REMANE die Cevennen (Dptmt. Lozère: Altiers). Die Meldungen aus dem atlantisch beeinflussten Nordwest-Frankreich (Dptmts.: Nord, Sommes, Vosges, Yonne, Sarthe, Gironde sec. RIBAUT 1952; RIBAUT selbst bezweifelt ihre Richtigkeit) sind alle sehr kritisch zu prüfen.

Auf der Nordseite der Alpen: Kärnten (Admont, Ennstal; WAGNER 1961); Oberbayern (Puppling, Ascholding; REMANE leg.); Allgäu (Füssen, FISCHER 1952); Vorarlberg (Christenberg MOSSBRUGGER 1946); in den inneren Tälern der Nordwest-Alpen im Wallis (Martigny, Susten, Leuk, Gampinen; REMANE leg.). Auf der Südseite der Alpen: Friuli-Venetia, Giulia (SERVADEI 1967); Lombardia (westlich des Garda-Sees; Salò, Tremosine, Gargano; in höheren Lagen östlich des Comer-Sees: Piani di Bobbio; REMANE leg.); Valle d'Aosta (Tête d'Arpy, La Thuile; REMANE leg.). Die Meldung aus Lazio (sec. SERVADEI 1967) bedarf der Überprüfung. - Aus Jugoslawien meldet sie NOVAK (1962) aus dem Mosor-Gebirge östlich Split, REMANE

fand die Art in Griechenland in Nord-Mazedonien (Nomos: Florina, Mikrolimni, am kleinen Prespa-See) und am Olymp (Nomos: Larissa, oberhalb Sparmos 1900 m).

#### 7.5 Sayetus RIB.:

Im Subgenus Sayetus findet man eine Gruppe weit differenzierter Formen vor mit unterschiedlichen Verbreitungsgebieten. Neben Sympatrie kommt es auch zu Allopatrie, ohne daß darum die allopatrischen Arten im Sinne eines Formenkreises näher verwandt wären.

Die beiden östlichen, mit kleinräumigen Arealen im Kaukasus verbreiteten J. japheticus (Grusinien, EMELYANOV 1966) und J. caucasicus (Aserbeidžan, LOGVINENKO 1966) leben allopatrisch (Karte 12); die beiden ähnlichen mit großem Areal verbreiteten J. allobrogicus und J. sursumflexus leben über weite Gebiete sympatrisch (Karte 10,11), allopatrisch dagegen wieder die beiden westlichen J. cordiger und J. hispanicus (Karte 10).

Von J. hispanicus ist bis jetzt nur ein Fundort aus den Südost-Pyrenäen (Provinz Huesca: Col de Faidella, REMANE leg.) bekannt; eine weitere Verbreitung im katalonischen Bergland ist nicht ausgeschlossen. J. cordiger war bislang nur auf der Nordflanke der Zentralpyrenäen (Haute Garonne, Haute Pyrenées; Ariège RIBAUT 1952) gefunden worden. REMANE fand ihn auch in den Hochlagen der Ost-Pyrenäen (Pyrenées orientales: Mt. Louis 1600 m, Col de Puymorens 1900 m, Lac de Bouillouses 2000 m Fort Romeu 1850 m). Möglicherweise ist er aber in den Pyrenäen weit verbreitet.

J. allobrogicus und J. sursumflexus reichen beide von Osten bis nach Mittel- und West-Europa. Von Zentral- und Nordrußland reicht die Verbreitung von J. allobrogicus über Finnland (LINNAVUORI 1949; 1952 a, e) bis nach Nord-Schweden (Norbottn, GYLLENSVÄRD 1969). GYLLENSVÄRD (l. c.) vermutet, daß die Art rezent noch nicht weiter nach Süden vorgerückt ist.

Vom Baltikum (VILBASTE 1974) reicht die Verbreitung über

die Norddeutsche Tiefebene bis in die Niederlande (COBBEN 1958). Der westlichste Fund liegt in Mittel-Europa in den Vogesen (Dptmt. Haut Rhin, RIBAUT 1952). Weiter findet man eine Population in den Hochlagen der West-Alpen, wo REMANE sie neben dem Locus typicus (Dptmt. Isère, RIBAUT 1936) bis in die Alpes maritimes nachweisen konnte. Dieses Areal reicht vom Ober-Engadin (Maloya-Paß) über Nebentäler des Wallis (oberes Lötschental, Faffleralp, Blatten) über das Valle d'Aosta (Tête d'Arpy) in Italien bis in die französischen Südwest-Alpen: Dptmt. Hautes Alpes: Col de Mt. Genevre 1800 m, Dptmt. Basses Alpes: Col de Restefond 1700 m, Dptmt. Alpes maritimes: Villar südöstlich Col de la Couillole 1640 m. Außer aus dem Vorarlberg (MOOSBRUGGER 1946) und Nord-Tirol (Lechthaler-Alpen, REMANE leg.) sind keine Funde aus den Zentral- und Ost-Alpen bekannt. Bemerkenswert an diesem Verbreitungsbild ist die Tatsache, daß trotz der Verbreitung bis in die Niederlande in Mitteleuropa die Vogesen nicht überschritten werden und daß die Art auf den britischen Inseln fehlt.

Ein größeres Areal, das weiter nach Westen und nach Süden reicht, besiedelt J. sursumflexus. Er kommt offenbar in ganz Skandinavien vor: Norwegen; Schweden: in Skane, Blekinge, Halland, Smaland, Öland, Närke, Värmland, Dalarna, Pite Lappmarken (OSSIANNILSSON persönliche Mitteilung); Finnland: bis Nordkarelien (KONTKANEN 1952, 1953). LE QUESNE (1969) meldet für England Vorkommen in Cheshire, Staffordshire und Yorkshire.

Vom Baltikum (VILBASTE 1958, 1974) reicht die Verbreitung bis in die Niederlande; aus Frankreich nur wenige Meldungen aus dem Dptmt. Landes und Dptmt. Dordogne (MAILLET 1956, 1959); REMANE fand sie nicht in den Cevennen, wohl aber in den Basses Alpes (Col de Cayolle; Bayasse nordwestlich Col de Restefond um 2000 m).

Auf der Südseite der Alpen meldet sie SERVADEI (1967) aus Friuli-Venetia, Giulia und, wenn man den Meldungen glauben darf, aus den südlichen Provinzen Toscana, Abruzzo-e-Molise,

Basilicata. Im Osten meldet sie NAST (1972) aus Rumänien und der Ukraine.

Zur Ökologie ist über die beiden östlichen Arten nichts bekannt, über die beiden westlichen nur wenig: *J. cordiger* bewohnt lichte Bergwälder, Zwergstrauchheiden und hochgelegene Grasfluren; *J. hispanicus* fand REMANE in mit *Molinia spec.* durchsetzter Zwergstrauch-Heide.

Nach der Literatur ist *J. sursumflexus* in Mittel-Europa immer in Verbindung mit der Graminee *Molinia coerulea* zu beobachten (vgl. z. B. STRÜBING 1955 b, EMMRICH 1966, REMANE 1958, SCHIEMENZ 1971); der Verfasser kann das nur bestätigen. Dabei sitzt die Art so tief in den *Molinia*-Bülten, daß man sie beim Streifnetzfang nur nach mehrmaligem Streifen erreicht.

Für *J. allobrogicus* findet man in der Literatur häufig *Aira flexuosa* als typische Graminee (vgl. z. B. RIBAUT 1936, WONN 1955, REMANE 1958). Offenbar kommen aber auch andere Gramineen als Futterpflanzen in Frage, denn REMANE fand die Populationen der West- und Südwest-Alpen auch in Lärchenwäldern ohne *Aira flexuosa* als Unterwuchs.

Während beide Arten bis in mittlere Lagen bivoltin sind, dürften sie in den Hochlagen der Alpen (bzw. entsprechenden Klimaten in Skandinavien) nur eine Generation hervorbringen<sup>1)</sup>. Daraus ergibt sich, zumindest theoretisch, die Forderung nach einer Auslöschungszone zwischen den bivoltinen und univoltinen Populationen der Alpen. Bei der praktischen Sammeltätigkeit in den Alpen wäre auf dieses Phänomen zu achten. Bei dem großräumigen sympatrischen Vorkommen von *allobrogicus* und *sursumflexus* in Mitteleuropa, die morphologisch recht nahe verwandt sind, ist zu beobachten, daß beide durch ihre Präferenz für *Aira flexuosa* bzw. *Molinia coerulea* streng ökologisch getrennt sind. Bei allopatrischer Verbreitung kommen offenbar, zumindest bei *allobrogicus*, auch andere Gramineen als Futterpflanzen in Frage.

1) SCHIEMENZ (1964) führt die Art als "Larvalüberwinterer"; diese Ansicht wird in der Literatur nicht bestätigt; auch der Verfasser kann diese Annahme nicht bestätigen.

#### 7.6 Pontojargus subgen. nov.:

Wir finden hier drei vor allem den Süden und Südosten der Paläarktis besiedelnde Arten. J. latinus ist vor allem zentral-mediterran verbreitet (Karte 13) in Italien von Süden bis an den Alpensüdrand (SERVADEI 1967). In den Südwest-Alpen sind Vorkommen aus den ligurischen Alpen (Savona, Carpasio; REMANE leg.) bekannt, die im Bereich der Alpes maritimes die Wasserscheide nach Westen hin überschreiten (Mt. Raya bei Sospel, RIBAUT 1959; Luceram, Mt. Agel, Col de Segra, St. Martin du Peille, REMANE leg.). Es wäre zu untersuchen, ob am Alpen-Rand der nordwestlichen Po-Ebene ähnlich wie für J. bisubulatus eine Auslöschungszone besteht, da hier die klimatischen Bedingungen für die Art vielleicht zu ungünstig sind; bislang liegen aus diesem Bereich keine Meldungen vor.

Über die Verbreitung von J. bucerus (Grusinien, Süd-Rußland; DLABOLA 1958) und J. kurdicus (zwei Funde im irakischen Kurdistan an den südlichen Ausläufen der Zagros-Kette, Provinz Mossul: Kadish, Zawitha) ist sonst nichts bekannt (Karte 13).

#### 8. Zusammenfassung

Im Zuge der Aufteilung der alten Gattung *Deltocephalus* BURM. und durch Neubeschreibungen sind heute mehr als 90 Gattungen im Tribus Paralimnini DIST. vereinigt. Zwar wurde von den meisten Autoren eine phylogenetisch orientierte Systematik dieser Taxa angestrebt, in der Praxis jedoch nur selten methodisch klar durchgeführt. Das Ergebnis ist eine große Zahl von Taxa, die weniger nach phylogenetischen als nach klassifikatorischen Kriterien begründet sind. Das bedeutet konkret, daß ein Taxon auf eine bestimmte Kombination von Merkmalen begründet ist, die in einem anderen Taxon in anderen Kombinationen erscheinen.

Im Tribus Paralimnini DIST. zählt *Jassargus* ZV. zu den artenreichsten Gattung (z. Zt. 28 Spezies, davon 4 von

alten Autoren wie FIEBER, FLOR, KIRSCHBAUM) mit einem sehr hohen Differenzierungsgrad, dem frühere Autoren (RIBAUT) durch Aufgliederung des Taxons in 4 Subgenera (davon drei mit "alten" Arten als Typusspezies) Rechnung tragen wollten.

Die vorliegende Studie ist ein Versuch, unter Anwendung phylogenetischer Prinzipien Klarheit in die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Taxa zu bringen. Dabei standen folgende Fragen im Vordergrund:

1. Ist *Jassargus* **Lv.** eine monophyletische Gruppe? - Dazu waren für die Paralimninen zum ersten Mal Untersuchungen über die Homologieverhältnisse und Entwicklungsrichtungen innerhalb des Tribus zumindest im Anriß nötig. Eine umfassende Analyse wäre zu umfangreich und aufwendig gewesen, als daß sie hier hätte vorgelegt werden können.
2. Welche verwandtschaftlichen Beziehungen lassen sich für die einzelnen Arten innerhalb dieser hochdifferenzierten Gattung nachweisen?

Bei der taxonomischen Bearbeitung der Paralimninen standen bisher allein die männlichen Genitalarmaturen im Brennpunkt des Interesses, da sie hinreichend differenziert und wenig variabel sind. Die Untersuchungen der entsprechenden weiblichen Organsysteme sollten einmal die Frage klären, ob auch in diesem Bereich Merkmalskomplexe, die eine Determination erlauben, zu finden sind, da die Weibchen von *Jassargus* bisher als unbestimmbar galten; zum anderen war zu prüfen, ob solche Merkmale für die Beantwortung phylogenetischer Fragen nutzbar gemacht werden könnten.

Die Strukturaufklärung der weiblichen Genitalarmaturen für alle z. Zt. bekannten *Jassargus*-Taxa mit Ausnahme von *J. heptapotamicus* MITJ. und *J. altaicus* VILB., konnte für paläarktische Paralimninen zum ersten Mal den Nachweis erbringen, daß im Bereich der Ovipositorbasis, also dem Bereich der mit den männlichen Genitalarmaturen in enger funktioneller Verbindung stehenden Kopulationsöffnung, art-

spezifische Merkmale liegen. Auf diese Weise ist eine Determination bis auf Artniveau auch bei den Weibchen möglich, mit Ausnahme einiger, offenbar sehr nahe verwandter Mitglieder der alpinus-Gruppe.

Vergleichende Untersuchungen von 32 Paralimninen-Genera (40 Spezies) zeigten, daß auch dort in vielen Fällen eine Determination der Weibchen bis auf Artniveau möglich zu sein scheint. Ferner ergab sich, daß sich wie bei *Jassargus* z. T. hochgradig komplementäre Strukturen im Bau der männlichen und weiblichen Genitalarmaturen beobachten lassen. Hinsichtlich ihrer Komplexität sind die weiblichen Genitalarmaturen durchaus mit den männlichen vergleichbar.

Zur Aufhellung der bei Paralimninen bisher nur wenig untersuchten Funktionsmorphologie während der Paarung wurden kopulierende Pärchen von 3 Taxa in der Endphase der Kopula fixiert und die Korrelation der Strukturen beider Partner analysiert; für die anderen wurden die Korrelationen an präparierten Genitalkomplexen untersucht. Die Fixierung geschah unter Verwendung einer bisher nur wenig bekannten Methode, der Chloräthyl-Vereisung. Spezifische Korrelation und damit stark funktionsabhängiger Bau konnte für folgende Strukturen ermittelt werden:

1. Ein spezieller Greifmechanismus ist von den als funktionelle Einheit wirkenden Stylusapophysen und Subgenitalplatten der Männchen ausgebildet; anders als bisher vermutet, können Stylusapophyse und Subgenitalplatte das weibliche Sternit VII wie eine Zange greifen, dadurch abklappen und die Ovipositorbasis freilegen. Einige Taxa behalten diesen Griff, als Verklammerung, während der ganzen Kopulation bei, für andere ist dieser Greifmechanismus zumindest in einer transitorischen Anfangsphase anzunehmen, der dann sekundär wieder gelockert wird.

Bei einigen Taxa mit kurzem Aedeagusschaft

(*J. distinguendus*, *J. obtusivalvis*) wurde zwischen den weiblichen und männlichen Genitalarmaturen eine farblose, amorphe Substanz gefunden, die möglicherweise als "Kitt" zur Sicherung der Kopulationsstellung dient. Herkunft und Zusammensetzung dieser Substanz sind noch ungeklärt. Taxa mit langem Aedeagusschaft (wie z. B. *J. sursumflexus*) haben offenbar solche "Kittsubstanzen" nicht nötig, zumindest wurde ihr Vorhandensein nicht beobachtet.

2. Zwischen dem Distalteil der Seitenloben des männlichen Pygofors und den, in ihrer räumlichen Struktur kompliziert gebauten, weiblichen Valviferen VIII besteht eine Korrelation, indem das Männchen sein Pygofor über die weiblichen Valviferen schiebt und damit den männlichen Genitalraum so weit öffnet, daß das männliche Kopulationsorgan ungehindert in den weiblichen Genitalraum eingeführt werden kann. Zusätzlich wird auf diese Weise eine Verbesserung des Kontaktes zwischen den beiden Kopulationspartnern bewirkt, u. U. verstärkt durch die Ausbildung einer Greifkante am distalen Ventralrand des Seitenlobus.
3. Die meist kräftig entwickelten Ventraldornen am Ventralrand des Pygofors der Männchen greifen in jedem Falle am vorderen Ventralrand der Ovipositorbasis an. In einigen Fällen sind dazu besondere, hochgradig komplementäre Strukturen seitens der Weibchen entwickelt worden.
4. Der Bau des Analrohrs, sowie Größe und Schrägstellung des dorsalen Pygoforausschnitts scheint bei den Männchen bestimmten funktionellen Zwängen zu unterliegen, die aus der antagonistischen Stellung der Kopulationspartner resultieren.

In diesem Zusammenhang muß die Frage gestellt werden, wie solche Paßformen entwickelt werden und wie die korrelierte Evolution der entsprechenden Strukturen hinsichtlich ihres Selektionswertes zu denken ist. Angesichts der z. T. hoch-

gradigen Komplementarität ist auf jeden Fall zu fordern, daß bei der Entwicklung der männlichen Genitalarmaturen über weite Strecken auch eine parallele Evolution der weiblichen erfolgt. Ungeklärt und deshalb auf weitere Untersuchungen angewiesen ist die Frage nach den Mechanismen für diese Entwicklungen und nach der gegenseitigen Beeinflussung der Partner. Die bis jetzt angenommene polygene Bedingtheit der Genitalarmaturen bei pleiotroper Genwirkung, zumindest eines größeren Teils dieses Genblocks, muß noch für Insekten nachgewiesen werden. Außerdem bleiben bei diesem Erklärungsversuch auf genetischer Ebene (Wahrscheinlichkeit und Mindestzahl gleichsinnig wirkender Mutationen) und auf phylogenetischer Ebene (Speziationsbedingungen und deren Rückwirkung auf den Bau der Genitalarmaturen) noch einige Fragen unbeantwortet.

Ziel dieser Studie war die Aufklärung der Phylogenie der behandelten Taxa in Form kladistischer Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen. Jedoch stieß die Anwendung von HENNIG's Prinzip in diesem Strukturbereich auf erhebliche Schwierigkeiten, die ohne die Zuhilfenahme anderer als rein morphologischer Merkmale nicht zu bewältigen sind. Trotz der Strukturaufklärung der weiblichen Genitalarmaturen, trotz Analyse funktionsmorphologischer Beziehungen, trotz vergleichender Untersuchungen anderer, nicht näher verwandter Taxa ist das hier entwickelte System noch an einigen Stellen nicht über jeden Zweifel gesichert.

Es handelt sich um eine Schwierigkeit von allgemeinerer Bedeutung, da beim hier vorgefundenen Differenzierungsgrad die von HENNIG herausgearbeiteten Prinzipien, bei der Homologieaufklärung durch Ermittlung der relativen Merkmalssequenz die Entwicklungsrichtung festzustellen, sich einfach nicht mehr sicher anwenden lassen.

Die Paralimninen sind fast sämtlich Gramineen- und Cyperaceen-Besiedler und darum an Entwicklung und Verbreitung dieser Pflanzengruppen gebunden, die in der oberen Kreide

anzusetzen sind. Die Taxa sind also eine verhältnismäßig junge Gruppe, alle hochentwickelt und alle + nahe miteinander verwandt. Wie Untersuchungen der Chromosomenzahl und -gestalt (vgl. HALKKA 1957, 1959) bestätigten, sind sie in ihrer genetischen Konstitution sehr einheitlich. Da Gene nicht omnipotent, sondern innerhalb eines + großen Freiraums festgelegt und nur zu bestimmten Entwicklungen befähigt sind, sind auch die realisierten Merkmale + einheitlich in ihrem Bauplan. Höherentwicklung als Funktionsverbesserung kann auf dieser Ebene nur durch konvergente Entwicklungen ablaufen. Da die Strukturen der Genitalarmaturen außerdem noch stark funktionsbedingt sind, können sie auf funktionelle Veränderungen offenbar mimosenhaft empfindlich durch Atrophie reagieren. Aus der bloßen Morphologie der Strukturen rückwärts die Schritte ihrer Entstehung zu rekonstruieren, ist daher oft nur mit Schwierigkeiten möglich. Besonders erschwerend wirken dabei relativ merkmalsarme Strukturen, wie z. B. die Ovipositorbasis. Männliche und weibliche Genitalarmaturen können daher auch nicht jeweils für sich allein die Grundlage phylogenetischer Untersuchungen bilden, sondern müssen als funktionsmorphologische Einheit zusammen gesehen werden.

Zur Begründung der Monophylie der Gattung *Jassargus* ZV. konnte keine Autapomorphie nachgewiesen werden. In allen Merkmalen gibt es innerhalb des Tribus parallele, ähnliche Entwicklungen und innerhalb der Gattung selbst liegen z. T. unterschiedliche Entwicklungstendenzen vor. Wenn aber auch die Monophylie nicht sicher zu beweisen ist, so bestehen ebensowenig zwingende Gründe, Para- oder Polyphylie anzunehmen und darum andere Genera einzubeziehen oder die Gattung *Jassargus* in mehrere Genera aufzusplittern, zumal damit beim gegenwärtigen geringen Kenntnisstand über die Entwicklungstendenzen der Paralimninen keineswegs weitere Klarheit gewonnen wäre. Hier bleiben weitere Untersuchungen abzuwarten.

Um die Verbreitung der Arten kartographisch festzustellen, wurden neben Fundortmeldungen aus der Literatur, die nach kritischer Prüfung als zuverlässig gelten konnten, auch Fangserien aus der Sammlung REMANE ausgewertet. Die Verbreitung verschiedener Taxa konnte dadurch vor allem in West- und Südwest-Europa erheblich besser dargestellt werden. In den einzelnen Gruppen finden sich Taxa mit großen Verbreitungsarealen und in deren Randbereichen auch Arten kleinräumiger Areale, in denen subspezifische oder gar schon spezifische Entwicklungen abgelaufen sind.

Die Untersuchungen ergaben auch, daß es bei *Jassargus* möglicherweise einige junge, durch geographische Separation entstandene Arten gibt. Davon bilden einige, offenbar nach der Aufhebung der Separation im Bereich des erneuten Zusammentreffens mit den Ausgangsformen einen hybrid-belt.

Für die von WAGNER postulierte, in Form disjunkter Areale vorliegende "Cline" im alpinus-Formenkreis lassen die Befunde auch eine andere Denkmöglichkeit als Erklärung zu: zwischen den beiden noch nicht vollständig isolierten Populationen von *J. cebennicus* und *J. neglectus* besteht eine Introgressionszone durch zeitweilige Überlappung der Areale im Bereich der Zentral- und Ost-Alpen und, infolge boreo-montaner Anpassung, in den höheren Lagen der deutschen Mittelgebirge. Innerhalb dieses Überlappungsbereiches haben sich als Subspezies *alemannicus* und *alpinus* differenziert. Auch zwischen *J. obtusivalvis* und *J. avennicus* wurde ein Bereich morphologischer Übergänge im südlichen Rhônetal beobachtet, der als hybrid-belt interpretiert werden kann. Damit ist der Artstatus für *J. avennicus* neu zu diskutieren. Im Subgenus *Sayetetus* RIB. findet man das Phänomen, daß zwei sehr ähnliche, aber nicht im Sinne eines Formenkreises näher verwandte Taxa, *J. sursumflexus* und *J. allobrogicus*, in Mitteleuropa über weite Strecken sympatrisch verbreitet sind und dort ökologisch durch ihre Wirtspflanzenspezifität

getrennt sind, während in den Bereichen, wo nur jeweils eine der beiden Arten vorkommt, offenbar auch andere Gramineen als Nahrung genutzt werden.

Bemerkenswert ist auch die Einpassung der Lebenszyklen dieser Taxa (auch bei anderen mit entsprechender Verbreitung) in die "Jahreszeiten": während die Flachlandpopulationen bivoltin sind, sind die Populationen der Hochlagen univoltin. Häufig sind die univoltinen Individuen auch habituell von den bivoltinen zu unterscheiden. Könnte durch die Aufklärung der Verbreitung in einigen Fällen die auf morphologischen Analysen basierende Rekonstruktion der Phylogenese z. B. durch den Nachweis allopatrischer Verbreitung näher verwandter Teilgruppen gestützt werden, so müssen doch noch eine ganze Reihe von Fragen offen bleiben, da die Verbreitungsangaben z. T. immer noch recht mangelhaft sind.

Die vorliegenden Untersuchungen sind nur ein erster Schritt in der Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Gattung *Jassargus* ZV. und des Tribus der Paralimnini DIST.. Dabei hat besonders die Aufklärung der Funktionsmorphologie der Genitalarmaturen wertvolle Kenntnisse vermittelt. Zur Klärung der bei *Jassargus* und den übrigen Paralimninen auftretenden Entwicklungstendenzen müssen aber noch weitere Untersuchungen durchgeführt werden, die sich insbesondere den folgenden Problemen zuzuwenden hätten:

1. Aufklärung der Kopulationsmechanik der noch nicht untersuchten *Jassargus*- und anderer Paralimninen-Taxa.
2. Da die Lautäußerungen bei Zwergzikaden, wie OFSIANNILSON (1949) zeigen konnte, durch bestimmte Strukturen (Apodeme des Singapparates mit spezifisch gebauten Oberflächenmustern) erfolgt, ist der Gesang offenbar artspezifisch. STRÜBING (1970) konnte nachweisen, daß bei morphologisch nicht mehr unterscheidbaren Deltoccephalinen-Taxa nach dem Gesang eine er-

folgreiche Trennung der Taxa gelingt. Eine Ausweitung solcher Untersuchungen auf phylogenetische Fragen könnte in einigen Fällen weiterhelfen, wo Befunde aus dem Bereich der Genitalarmaturen keine sicheren Schlüsse mehr zulassen.

3. Weitergehende Feststellung der Arealgrenzen, besonders in Süd- und Südost-Europa, in den großen, als Barrieren wirkenden Gebirgen und in den Bereichen der Überlappung von Arealen eng verwandter Taxa; sowie ökologische Untersuchungen über Wirtspflanzenbindung, Generationenzahl und der sie steuernden Faktoren.
4. Von allgemeiner zoologischer Bedeutung wären Untersuchungen über die intraspezifische Variabilität der Genitalarmaturen, sowie über die Evolution spezifischer, korrelierter Paßformen zwischen beiden Geschlechtern. Dabei ist besondere Aufmerksamkeit zu richten auf die genetische Verankerung der Genitalarmaturen und die Interdependenzen zwischen der Ausbildung der Genitalarmaturen und dem Speziationsprozeß.

# 9. Literaturverzeichnis

- BAILLY-MAITRE, A. 1955 "Contribution a l'étude des Thylocybides", Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station Aquicole Grimaldi de la Faculté des Sciences de Dijon, 10, 1-56.
- BEIRNE, B. P. 1956 "Leafhoppers (Homoptera Cicadellidae) of Canada and Alaska", Canadian Entomologist, 88, 1-180.
- BRITTAIN, W. H. 1922, "The Morphology and Synonymy of Psylla mali SCHMIDBERGER", Proceed. Acadian Ent. Soc., 8, 23-51.
- COBBEN, R. H. & GRAVENSTEIN, W. H. 1958 "95 Zikaden, nieuw voor de Neederlanske Fauna (Homoptera Auchenorrhyncha)", Entomologische Berichten, 18, 122-124.
- CRAMPTON, G. C. 1929 "The Terminal Abdominal Structures of Female Insects Compared throughout the Orders from the Stand Point of Phylogeny", New York Ent. Soc., 37, 453-496.
- DARLINGTON, P. J. 1970 "A Practical Criticism of HENNING-BRUNDIN "Phylogenetic Systematics" and Antarctic Biogeography", Systematic Zoology, 19, 1-18.
- DLABOLA, J. 1944 "IV. attributio ad cognitionem Hemipterorum Faunae", Časopis Č. Spol. Ent. 41, 94-100; tschechisch mit lateinischer Zusammenfassung.
- DLABOLA, J. 1952a "Philaia n. gen. and Other Records of Leafhoppers from ČSR (Homoptera)", Acta Soc. Ent. Chechoslovacia 49, 45-52.
- DLABOLA, J. 1954 "Fauna ČSR - Urisi-Homoptera", Prag 1954; tschechisch mit deutscher Zusammenfassung.

- DLABOLA, J. 1957 "Results of the Zoological Expedition of the National Museum in Prague to Turkey;;, Acta Ent. Mus. Nat. Prag, 31 (469), 19-68.
- DLABOLA, J. 1958, "Zikadenausbeute vom Kaukasus (Homoptera Auchenorrhyncha)", Acta Ent. Mus. Nat. Prag, 32, 317-352.
- DLABOLA, J. 1965, "Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. KASZAB in der Mongolei", Acta Faun. Ent. Mus. Nat. Prag, 11, 74-140.
- DLABOLA, J. 1974 "Übersicht der Gattungen Anoplotettix, Goldeus und Thamnotettix mit Beschreibungen von sieben neuen mediterranean Arten (Homoptera Auchenorrhyncha)." Acta Faun. Ent. Mus. Nat. Prag, 15, 103-130.
- EDWARDS, J. 1896 "The Hemiptera-Homoptera of the British Islands" London 1896.
- EMEL'YANOV, E. 1962 "New Tribes of Leafhoppers of the Subfamily Euscelinae (Auchenorrhyncha Cicadellidae)", Rev. Ent. USSR, 41, 388-397; russisch mit englischer Zusammenfassung.
- EMEL'YANOV, E. 1964 "New Species of Steppe Leafhoppers (Homoptera Cicadellidae) from Transbaikalia and other Eastern Regions of the USSR." Rev. Ent. USSR, 43, 626-632, russisch.
- EMEL'YANOV, E. 1967 "Homoptera Cicadina" in BEI BIENKO, G. YA. u. a. "Keys to the Insects of the European USSR" Vol I, Jerusalem 1967, 421-450.
- EMMRICH, R. 1966 "Faunistisch-ökologische Untersuchungen über die Zikadenfauna (Homoptera Auchenorrhyncha) von Grünlandflächen und landwirtschaftlichen Kulturen des

- Greifswalder Gebietes". Mitt. zool. Mus. Berlin 42 (1), 61-126.
- EMMRICH, R. 1969 "Bodenfallenfänge von Zikaden aus norddeutschen Laub- und Kiefern-mischwäldern." Faun. Abh. 2 (28), 279-294.
- EVANS, J. W. 1946a "A Natural Classification of Leafhoppers (Jassoidea Homoptera), Part I", Trans. R. Ent. Soc. London 96, 47-60.
- EVANS, J. W. 1946b l.c. Part II, 97, 39-57.
- EVANS, J. W. 1947 l.c. Part III, 98, 105-271.
- FENNAH, R. G. 1944 "New Neotropical Fulgoroidea", Americ. Mus. Nov. 1215, 1-9.
- FENNAH, R. G. 1945 "The Fulgoroidea, or Lanternflies, of Trinidad and adjacent Parts of South America", Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, 95, 411-520.
- FENNAH, R. G. 1947 "A Synopsis of the Achilixidae of the New World (Homoptera Fulgoroidea)", Ann. Mag. Nat. Hist. 13, 183-191.
- FENNAH, R. G. 1950 "Generic Revision of Achilidae (Homoptera Fulgoroidea)". Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Ent. 1 (1), 1-170.
- FENNAH, R. G. 1968 "Revisionary Notes on the New World Genera of Cercopoid Frog-Hoppers (Homoptera Cercopoidea)". Bull. Ent. Res. 58 (1), 165-190.
- FIEBER, Fr.-X. 1869 "Synopse der europäischen Deltocephalini". Verh. k.k. zool. bot. Ges. Wien 19.
- FIEBER, Fr.-X. 1872b "Berichtigungen zu Dr. Kirschbaums Cicadinen der Gegend von Wiesbaden, Frankfurt a. M. und anderer Gegenden." Verh. k.k. zool. bot. Ges. Wien, 22, 27-34.

- FISCHER, H. 1972 "Die Tierwelt Schwabens - 21. Teil: die Zikaden". 27. Bericht nat. forsch. Ges. Augsburg, 103-143.
- FLOR, G. 1861 "Die Rhynchota Livlands in systematischer Folge beschrieben. Teil II: Rhynchota gulaerostria ZETT., Cicadina und Psyllodea." Archiv für Naturkunde Liv-, Est- und Kurlands; Dorpat, 1-567.
- GOTHAN, W. &  
WEYLAND, H. 1964 "Lehrbuch der Paläobotanik". Berlin.
- GREENE, J. F. 1971 "A Revision of the Nearctic Species of the Genus Psammotettix (Homoptera Cicadellidae)". Smiths. Contr. Zool. 74, 1-40.
- GYLLENSVÄRD, H. 1969 "Some Hemiptera New or Rare for Sweden IV." Opusc. Ent. 34, 162-166; schwedisch.
- HALKKA, O. 1957 "A Note on the Chromosome Numbers in Homoptera Auchenorrhyncha." Hereditas 43, 465 f.
- HALKKA, O. 1959 "Chromosome Studies on the Hemiptera Auchenorrhyncha". Ann. Acad. Scient. Fenn. A. IV Biol. 43, 5-71.
- HENNIG, W. 1969 "Stammesgeschichte der Insekten." Frankfurt/Main 1969.
- HOLDHAUS, K. 1939 "Verschiedenartige Verbreitungsbilder unter den boreoalpinen Insekten Europas." Forsch. Fort. 15, 81-83.
- HOLDHAUS, K. 1954 "Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas." Abh. zool. bot. Ges. Wien 28, 1-493.
- HOLMGREN, N. 1899 "Beiträge zur Kenntnis des weiblichen Geschlechtsapparates der Cicadarien." Zool. Jahrb. Syst. 12, 403-410.

- IVANOV, S. P. 1926 "Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtsapparates der Homoptera Cicadoidea." Rev. Russe Ent. 20, 210-217; russisch mit deutscher Zusammenfassung.
- IVANOV, S. P. 1928 "Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtsapparates der Homoptera Fulgoroidea." Rev. Russe Ent. 22, 53-66; russisch mit deutscher Zusammenfassung.
- ISHIHARA, T. 1961 "Homoptera of South-East Asia." Nat. Life, South-East Asia 1, 225-257.
- JANSSON, M. 1973 "Svepelektronmikroskopiska studier av några arter tillhörande sl. Macrosteles FIEBER (Homoptera Cicadellidae)." Ent. Tidskrift 94, 199-207; schwedisch mit englischer Zusammenfassung.
- KIRSCHBAUM, C. L. 1868 "Die Cicaden der Gegend von Wiesbaden und Frankfurt/Main." Wiesbaden 1868.
- KONTKANEN, P. 1949 "Beiträge zur Kenntnis der Zikadenfauna Finnlands IV." Ann. Ent. Fenn. 15, 32-42.
- KONTKANEN, P. 1952 "Beiträge zur Kenntnis der Zikadenfauna Finnlands VI." Ann. Ent. Fenn. 18, 26-34.
- KOSSWIG, C. 1959 "Phylogenetische Trends genetisch betrachtet." Zool. Anz. 162, 208-221.
- KRAUS, O. 1968 "Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren." Zool. Anz. Leipzig 181, 22-38.
- KUNTZE, H. A. 1937 "Die Zikaden Mecklenburgs." Arch. Nat. Ges. Leipzig 6, 209-388.
- KUNZE, L. 1959 "Die funktionsanatomischen Grundlagen der Kopulation der Zwergzikaden, untersucht an Euscelis plebejus (FALL.)

- und einigen Typhlocybinen (Homoptera Auchenorrhyncha)." Deutsche ent. Z. 6, 322-387.
- DE LATTIN, G. 1967 "Grundriß der Zoogeographie." Stuttgart 1967.
- LINDBERG, H. 1926b "Hemipterafynd från nordligste Norge och Sverige." Not. Ent. Helsinki 6, 109-113; schwedisch.
- LINDBERG, H. 1937 "Über einige Homopteren - Typen in FLOR's Sammlung." Not. Ent. Helsinki 17, 28-30.
- LINDBERG, H. 1943 "Hemipterafynd i provinserna Öst och Östergötland." Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. 18, 21-24; schwedisch.
- LINDBERG, H. 1947 "Verzeichnis der ostfennoskandischen Homoptera Cicadina." Soc. Fauna Flora Fenn. 1, 3-81.
- LINDBERG, H. 1949 "Zur Kenntnis der Zikadenfauna der Balkanhalbinsel." Not. Ent. Helsinki 29, 32-40.
- LINDBERG, H. 1960 "Eine Zikadenausbeute aus Portugal 1959 und über Zikaden aus Sowjetarmenien." Not. Ent. Helsinki 40, 45-72.
- LINDBERG, H. 1963 "Jassargus (Sayetus) andorranus n. sp. (Cicadina Jassidae)." Not. Ent. Helsinki 43, 152-154.
- LINNAVUORI, R. 1949 "Beobachtungen über die Wanzen- und Zikadenfauna der Provinz Süd-Häme (EH)." Ann. Ent. Fenn. Helsinki 15, 63-71; finnisch mit deutscher Zusammenfassung.
- LINNAVUORI, R. 1952a "Studies on the Ecology and Phenology of the Leafhoppers (Homoptera) of Raisio (SW-Finnland)." Ann. Soc. Zool Bot. Fenn. "Vanamo" 14, 1-32; englisch.

- LINNAVUORI, R. 1952e "Records of Hemiptera from the Province of Savo (East Finland)." Ann. Ent. Fenn. Helsinki 18, 64-75; finnisch mit englischer Zusammenfassung.
- LINNAVUORI, R. 1955 "On some Palearctic Hemiptera." Ann. Ent. Fenn. 21, 24-26; englisch.
- LINNAVUORI, R. 1956 "Leafhopper Material from South Spain and Spanish Morocco." Ann. Ent. Fenn. 22, 156-165; englisch.
- LINNAVUORI, R. 1969 "Nivelhäsäiet III (Hemiptera III, Kashaat 1)". Animalia Fennica 12; Porvoo Helsinki 1969; finnisch.
- LOGVINENKO, V. M. 1961 "Neue Arten von Zikaden der Gattung Jassargus (Auchenorrhyncha Jassidae) aus der Livoberg-Steppe der USSR." Vorträge Akad. Wiss. URSS 3, 375-378; russisch mit englischer Zusammenfassung.
- LOGVINENKO, V. M. 1963a "Neue Materialien zur Zikadenfauna (Homoptera Auchenorrhyncha) der Ukraine." Ber. Akad. Wiss. USSR 1, 120-126; russisch mit englischer Zusammenfassung.
- LOGVINENKO, V. M. 1963b "Angaben über die Zikadenfauna (Homoptera Jassidae) der ukrainischen Karpaten." Akad. Wiss. UdSSR und USSR 2, 175-181; russisch.
- LOGVINENKO, V. M. 1965 "Neue Zikadenarten von der Krim." Ber. Akad. Wiss. USSR 11, 1526-1530; russisch mit englischer Zusammenfassung.
- LOGVINENKI, V. M. 1966 "Neue Zikadenarten (Homoptera Auchenorrhyncha) aus dem Kaukasus und der Moldau." Ent. Rundschau, Kiev, 45, 401-410; russisch.
- MAILLET, P. 1956 "Contribution à l'étude des Homoptères Auchenorrhynques." Cahier des Naturalistes, Bull. N. P. 12, 97-100.

- MAILLET, P. 1959 "Essai sur l'Ecologie des Jassides Praticoles du Péri-gord Noir." Vie et Milieu 10, 117-134.
- MANCINI, C. 1958 "Corologia Emetterologica Italiana Nota IV - Emitteri della Valle d'Aosta." Mem. Soc. Ent. Italiana 37, 132-148.
- MARCHAND, H. 1953 "Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen." Beitr. Ent. 3, 116-162.
- MATSUDA, R. 1958 "On the Origin of the External Genitalia of Insects." Ann. Ent. Soc. ~~America~~. 51, 84-94.
- MAYR, E. 1963 "Animal Species and Evolution." Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E. 1969a "The Biological Meaning of Species." Biol. J. Linn. Soc. 1, 311-320.
- MAYR, E. 1969b "Principles of Systematic Zoology." New York, San Francisco etc.
- METCALF, Z. P. 1967 "General Catalogue of the Homoptera" - Fasc. VI Cicadelloidea, Part 10/1 Euscelidae. Washington D. C.
- MEYER-ABICH, A. 1963 "Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie." Stuttgart.
- MITJAEV, I. D. 1967 "New Species of Leafhoppers of the Subfamily Euscelinae (Homoptera Cicadina) from Southeastern Kazakhstan." Zoologi č estij Žurnal 46, 1203-1208; russisch.
- MITJAEV, I. D. 1971 "Leafhoppers of Kazakhstan (Homoptera Cicadina)." Acad. Sci. Kazakh. SSR, Alma-Ata; russisch.
- MOOSBRUGGER, J. 1946 "Die Zikadenfauna von Vorarlberg." Zentralblatt Gesamt. Ent. 1, 565-575.

- MÜLLER, H. J. 1942 "Über Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden (Homoptera Cicadina)". Z. Morph. Ökol. Tiere 38, 543-629.
- MÜLLER, H. J. 1954a "Der Saisondimorphismus bei Zikaden der Gattung Euscelis BRULLÉ (Homoptera Auchenorrhyncha)". Beitr. Ent. 4, 1-56.
- MUSIL, M. 1961 "Die Zikadenfauna einiger Wiesen- und Weidenbiotope in der Slowakei - Beitrag zur Kenntnis der Zikaden der Slowakei IV." Biol. Práce, Bratislava 7, 58-77; tschechisch mit deutscher Zusammenfassung.
- MYERS, J. G. 1928 "The Morphology of the Cicadidae." Proc. Zool. Soc. London, 365-472.
- NAST, J. 1972 "Palearctic Auchenorrhyncha (Homoptera)". Warschau.
- OKALI, J. 1960 "Homoptera Auchenorrhyncha einiger Biotope in der Umgegend von Bratislava." Acta F. R. N. Univ. Comen. IV, 6-8, Zool., 353-363.
- OMAN, P. W. 1949 "The Nearctic Leafhoppers (Homoptera Cicadellidae) - a Generic Classification and Check-list." Mem. Ent. Soc. Washington 3, 1-253.
- OSSIANNILSSON, F. 1936d "Einige Bemerkungen zur schwedischen Cicadenfauna." Opusc. Ent. Lund 1, 47-51.
- OSSIANNILSSON, F. 1942a "Hemipterafynd i Stockholmstrakten." Opusc. Ent. Lund 7, 28-37; schwedisch mit deutscher Zusammenfassung.
- OSSIANNILSSON, F. 1943 "The Hemiptera (Heteroptera Cicadina, Psyllina) of the Tromsø Museum." Tromsø Mus. Årshefter Nat. Hist. AVD Nr. 28, 65, 3-38.

- OSSIANNILSSON, F. 1946 "Svensk Insektfauna - 7. Hemiptera, Homoptera Auchenorrhyncha." Stockholm; schwedisch.
- OSSIANNILSSON, F. 1947b "Om C. H. LINDBERG's isländska stritar (Hemiptera Homoptera)." Ent. Tidskrift 68, 127 f.; schwedisch mit englischer Zusammenfassung.
- OSSIANNILSSON, F. 1948 "Ett bidrag til kännedom om Islands stritfauna (Hemiptera, Homoptera Auchenorrhyncha)." Ent. Medd. 25, 249-257; schwedisch.
- OSSIANNILSSON, F. 1949 "Insect Drummers." Lund.
- OSSIANNILSSON, F. 1953 "Catalogus Insectorum Sueciae." Opusc. Ent. 18, 69-109; schwedisch.
- OSSIANNILSSON, F. 1974 "Fauna of the Hardangarvidda No. 5 - Hemiptera (Heteroptera, Auchenorrhyncha and Psylloidea)." Zool. Mus. Univ. Bergen, 14- 35.
- PETERS, D. S. 1970 "Über den Zusammenhang von biologischem Artbegriff und phylogenetischer Systematik." Aufsätze Reden senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt/M. 18, 1-39.
- PEUS, F. 1966 "Intraspezifische Evolution und Randverbreitung bei Flöhen (Insecta Siphonaptera)." Zool. Anz. 177, 50-83.
- QUARTAU, J.A. de O. &
- RODRIGUES, P. D. 1968 "Contribution a la connaissance des Cicadellide du Portugal." Bull. Soc. Portuguesa Cienc. Nat. Lisboa 12, 187-207; portugiesisch.
- LE QUESNE, W. J. 1969 "Handbook for the Identification of British Insects - Hemiptera Cicadomorpha Deltocephalinae." Roy Ent. Soc. London 2, 65-148.

- READIO, PH. A. 1922 "The Ovipositors of Cicadellidae (Homoptera)." Kansas Uni. Sci. Bull. 14, 217-298.
- REMANE, A. 1952 "Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik." Leipzig.
- REMANE, R. 1958 "Die Besiedlung von Grünflächen verschiedener Herkunft durch Wanzen und Zikaden im Weser-Ems-Gebiet." Z. angew. Ent. Hamburg 42, 353-400.
- REMANE, R. 1959 "Lebradaea calamagrostidis gen. et spec. nov., eine neue Zikade aus Norddeutschland (Homoptera Cicadina Cicadellidae)." Zool. Anz. Leipzig 163, 385-391.
- REMANE, R. 1961 "Revision der Gattung Mocydiopsis RIBAUT (Homoptera Cicadellidae)." Akad. Wiss. Lit. Mainz math. naturwiss. Klasse 4, 3-51.
- REMANE, R. &  
SCHULZ, K. 1973 "Störungen in der Ausbildung der ektodermalen weiblichen Genitalarmatur im Zusammenhang mit parasitärer Kastration bei Zikaden der Gattung Jassargus ZACHV. (Homoptera Cicadelloidea Cicadellidae)." Z. wiss. Zool. Leipzig 186, 108-117.
- RIBAUT, H. 1934 "Nouveaux Delphacides (Homoptera Fulgoroidea)." Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 64, 281-301.
- RIBAUT, H. 1936a "Nouveaux Deltocéphales des Groupes Abdominalis et Sursumflexus (Homoptera Jassidae)." Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 70, 259-266.
- RIBAUT, H. 1936b "Homoptères Auchénorrhynques I (Typhlocybidae)". Faune de France 31, 1-231, Paris.

- RIBAUT, H. 1946 "Demembrement du Genre *Deltocephalus* BURM. (Homoptera Auchenorrhyncha)." Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 81, 81-86.
- RIBAUT, H. 1952 "Homoptères Auchénorrhynques II (Jassidae)." Faune de France 57, Paris.
- RIBAUT, H. 1959 "Homoptères nouveaux pour la France." Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 94, 393-399.
- SCHIEMENZ, H. 1964b "Beiträge zur Kenntnis der Zikadenfauna (Homoptera Auchenorrhyncha) und ihrer Ökologie in Feldhecken, Restwäldern und den angrenzenden Fluren." Arch. Naturschutz Landschaftsforschung Berlin 4 (4), 163-189.
- SCHIEMENZ, H. 1965 "Zur Zikadenfauna des Geisings und Pöhlberges im Erzgebirge (Homoptera Auchenorrhyncha)." Zool. Beiträge 11, 271-283.
- SCHIEMENZ, H. 1969 "Die Zikadenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen (Homoptera Auchenorrhyncha), Phänologie, Bionomie, Chorologie." Ent. Abhandlungen 36, 201-280.
- SCHIEMENZ, H. 1971 "Die Zikadenfauna (Homoptera Auchenorrhyncha) der Erzgebirgshochmoore." Zool. Jahrbuch Syst. 98, 397-417.
- SCHLEE, D. 1971 "Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIGS-Prinzip." Aufsätze Reden senckenberg, naturforsch. Ges. Frankfurt/M. 20, 1-62.
- SCHRÖDER, H. 1959 "Taxonomische und tiergeographische Studien an neotropischen Zikaden (Cicadellidae Tettigelinae)." Abh. senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt/M. 499, 1-93.

- SCHWOERBEL, W. 1966 "Ökologie und Faunistik der Wanzen und Zikaden auf dem Tübinger Spitzberg." Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 3, 759-854.
- SCUDDER, G.G.E. 1961 "The Functional Morphology and Interpretation of the Insect Ovipositor." Canad. Entomologist 93, 267-272.
- SCUDDER, G.G.E. 1964 "Further Problems in the Interpretation and Homology of the Insect Ovipositor." Canad. Entomologist 96, 405-417.
- SERVADEI, A. 1967 "Fauna d'Italia - Rhynchota (Heteroptera, Homoptera, Auchenorrhyncha)." Bologna; italienisch.
- SERVADEI, A. 1969 "I Rincoti Endemici d'Italia." Mem. Soc. Ent. Italiana 48, 417-439; italienisch.
- SERVADEI, A. 1972/73 "I Rinconti di Valmalenco (Heteroptera et Homoptera Auchenorrhyncha)" Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna 31, 13-26; italienisch.
- SMITH, E. L. 1969 "Evolutionary Morphology of External Insect Genitalia - 1. Origin and Relationship to other Appendages." Ann. Ent. Soc. America 62, 1051-1079.
- SMRECZYŃSKI, S. 1954 "Materialy do fauny pluskwiaków (Hemiptera) Polski." Fragmenta Faunistica 7, 1-146. Warschau; polnisch.
- SNODGRASS, R. E. 1931 "Morphology of the Insect Abdomen. Part I; General Structure of the Abdomen and its Appendages." Smiths. Misc. Coll. 85, 1-128.
- SNODGRASS, R. E. 1933 "Morphology of the Insect Abdomen. Part II, The Genital Ducts and the Ovipositors." Smiths. Misc. Coll. 89, 1-148.

- STAMMER, H. J. 1959 "Trends in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese." Zool. Anz. Leipzig 162, 187-208.
- STATZNER, B. 1974 "Funktionsmorphologische Studien am Genitalapparat von drei neuen Cheumatopsyche-Arten (Trichoptera Hydropsychidae)." Zool. Anz. Jena 193, 382-398.
- STEFAN, A. W. 1960 "Vergleichend-mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera)." Zool. Jahrb. Syst. 88, 256-354.
- STRÜBING, H. 1955a "Spermatophorenbildung bei Fulgoroidea." Die Naturwissenschaften 24, 653.
- STRÜBING, H. 1955b "Beiträge zur Ökologie einiger Hochmoor-Zikaden (Homoptera Auchenorrhyncha)." Österreichische zool. Z. 6, 566-596.
- STRÜBING, H. 1956 "Die Oviduktdrüsen der Delphaciden (Homoptera Auchenorrhyncha) und ihre Bedeutung für die Eiablage." Verh. deutsch. zool. Ges. Hamburg 20, 361-366.
- STRÜBING, H. 1958 "Lautäußerung der entscheidende Faktor für das Zusammenfinden der Geschlechter bei Kleinzikaden (Homoptera Auchenorrhyncha)." Zool. Beitr. N. F. 4, 15-21.
- STRÜBING, H. 1965 "Lautverhalten von Euscelis plebejus FALL. und Euscelis ohausi WAGN. (Homoptera Cicadina)." Zool. Beitr. N. F. 11, 289-342.

- STRÜBING, H. 1970 "Zur Artberechtigung von *Euscelis alsius* RIBAUT gegenüber *Euscelis plebejus* FALL. (Homoptera Cicadina) - ein Beitrag zur neuen Systematik." Zool. Beitr. N. F. 16, 441-478.
- THEN, F. 1896 "Neue Arten der Cicadinen-Gattungen *Deltocephalus* und *Thamnotettix*." Mitt. Nat. Ver. Steiermark 32, 165-197.
- THEN, F. 1901 "Zwei Spezies der Cicadinen-Gattung *Deltocephalus*." Mitt. Nat. Ver. Steiermark 38, 186-192.
- TRAUTMAN, M. A. 1944 "Ovipositorstudies of the Leafhopper Genus *Erythroneura* (Homoptera Cicadellidae)." Ohio J. Science 44, 411-520.
- TRUMBACH, H. 1958 "Die Zikaden und Psyllinen der Umgebung Erlangens." Sitzungsberichte physikal. med. Societät Erlangen 79, 102-151.
- TUXEN, S. L. 1970 "Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects." 2. Aufl. Kopenhagen.
- VILBASTE, J. 1958 "Bemerkungen zur Zikadenfauna der Niederungsmoore in der estnischen SSR." Inst. Zool. Bot. Akad. Wiss. ESSR Tom. 7, 1, 47-52; estnisch mit deutscher Zusammenfassung.
- VILBASTE, J. 1964 "Über die Zikadenfauna der Auwiesen Estlands." Inst. Zool. Bot. Akad. Wiss. ESSR, 7, 302-318; estnisch mit deutscher Zusammenfassung.
- VILBASTE, J. 1965 "Über die Zikadenfauna Altais." Tortu; russisch mit deutscher Zusammenfassung.

- VILBASTE, J. 1968 "Über die Zikadenfauna des Primorje Gebietes." Tallin; russisch mit deutscher Zusammenfassung.
- VILBASTE, J. 1969 "On some East-Asiatic Leafhoppers Described by Prof. S. MATSUMURA (Homoptera Cicadinea Jassidae)." Insecta Matsumurana 6, 1-12; englisch.
- VILBASTE, J. 1974 "Preliminary List of Homoptera-Cicadina of Latvia and Lithuania." Eeste NSV Teaduste Akadeemia Toimetised 23, Koide Bioloogia 2, 131-62; englisch.
- VILLIERS, A. 1971 "Homoptères récoltés dans la haute vallée du Giffre." Entomologiste 15, 62-64; Paris.
- VILLWOLK, W. 1966 "Isolationsmechanismen und Artbildung bei Fischen unter besonderer Berücksichtigung geographischer Isolationsfaktoren." Zool. Anz. 177, 84-104.
- WAGNER, W. 1935 "Die Zikaden der Nordmark und Nordwest-Deutschlands." Verh. Ver. naturwiss. Heimatf. Hamburg 24, 1-44.
- WAGNER, W. 1939 "Die Zikaden des Mainzer Beckens." Jahrb. Nassauischen Ver. Naturkunde Wiesbaden 86, 77-212.
- WAGNER, W. 1941 "Die Zikaden der Provinz Pommern." Dohrniana 20, 95-184.
- WAGNER, W. 1942a "Zur Kenntnis der italienischen Zikaden." Boll. Lab. Zool. gen. agrar. Fac. Agr. Portici 22.
- WAGNER, W. 1950 "Die salicolen Macropsisarten Nord- und Mitteleuropas." Not. Ent. 30, 81-114.

- WAGNER, W. 1951 "Verzeichnis der bisher in Unterfranken gefundenen Zikaden." Nachrichten naturwiss. Mus. Aschaffenburg 33, 1-60.
- WAGNER, W. 1958 "Über eine Zikadenausbeute vom Großen Belchen im Schwarzwald (Homoptera Auchenorrhyncha)." Ent. Mitt. 14, 435-443.
- WAGNER, W. 1961 "Rhynchota Homoptera Auchenorrhyncha" in: WAGNER, W. & FRANZ, W. "Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt." Bd. II. 74-158.
- WALOFF, N &  
SOLOMON, M. G. 1973 "Leafhoppers (Auchenorrhyncha Homoptera) of Acidic Grasslands." J. Appl. Ecology 10, 189-212.
- WEBER, H. 1930 "Die Biologie der Hemipteren." Berlin.
- WONN, L. 1955 "Ökologische Studien über die Zikadenfauna der Mainzer Sande." Jahrb. Nassau. Ver. Naturkunde Wiesbaden 92, 81-122.
- YOUNG, D. A. &  
BEIRNE, B. P. 1958 "A Taxonomic Revision of the Leafhopper Genus *Flexamia* and a New Related Genus (Homoptera Cica-dellidae)." Techn. Bull. United Depart. Agriculture Washington D. C. 1173, 1-53.
- ZACHVATKIN, A. 1933 "Sur quelques Homoptères intéressants de la Faune Italienne." Soc. Ent. Ital. Mem. 12, 262-272.

## 10. Erläuterungen zu den Abbildungen und Verbreitungskarten

### 10.1 MORPHOLOGIE

Um der besseren Übersicht willen wurde jeder Abbildungstyp mit einem "Serienkennbuchstaben", jede Art mit einer "Artenkennziffer" (für den alpinus-Formenkreis wurden die Subspezies nach der Art des Dezimalbruches unterschieden) und nicht serienmäßig dargestellte Details oder Variationsreihen einer Struktur mit kleinen Buchstaben versehen. Die beigegebenen Maßstäbe (0,1 mm) gelten, wenn nicht anders angegeben, jeweils für die Abbildungen einer Serie.

#### Abkürzungen:

aed = Aedeagus, aeds = Aedeagussockel, aedsch = Aedeaguschafft, ar = Analrohr, as = Analstielchen mit Epi- und Paraprokten, bc = bursa copulatrix, bgm = Chitinbrücke zwischen den gm IX, bka = Basalklappenapparat, g VIII = Gonapophyse VIII, gl IX = laterale Gonapophyse IX, gm IX = mediane Gonapophyse IX, gr = Genitalraum, k = Konnektiv, kop = Kopulationsöffnung, ll = lateraler Lobus der G VIII, mc = Makrochäte, ml = medianer Lobus der G VIII, ovd = oviductus communis, ph = Phallotrema, py = Pygofor, pya = dorsaler Pygoforausschnitt, py ap = Apophyse des Pygofors, pyd = Dorsaldach des Pygofors, pysl = Pygoforseitenloben, sgp = Subgenitalplatte, sgpg = Gelenkfalte der Subgenitalplatte, sk = Sklerit, st = Sternit, sty = Stylus, sty a = Stylusapophyse, tb = Tastborste, vd = Ventraldorn, vf VIII (IX) = Valvifer VIII (IX).

Längenangaben: a = Länge des Genitalkomplexes; b = Breite;  
c = Länge der Ovipositorbasis.

### 10.1.1 SERIEN - KENNBUCHSTABEN

#### Serie O: Allgemeine Übersichten

- O.1            Totalaufnahme von *J. distinguendus* .
- O.2            Zeichnung der Vorderflügel; Pterygodimorphismus (Aufnahme im polarisierten Durchlicht).
- O.2.1          *Jassargus distinguendus* (FL.); a.b.) brachypter (Juni); c) makropter (Oktober); Hessen: Marburg.
- O.2.2          *Jassargus obtusivalvis* (KBM.); a) brachypter; Hessen: Marburg; b) makropter; Austria, Burgenland: Illmitz.
- O.2.3          *Jassargus flori* (FIEB.); a) brachypter; b) makropter; Austria, Burgenland: Illmitz.
- O.2.4          *Jassargus sursumflexus* (TH.); Hessen: Schönstadt.
- O.2.5          *Jassargus allobrogicus* (RIB.); a) brachypter; b) makropter; Hessen: Marburg.
- O.3            Die männlichen Genitalarmaturen (schematisiert für *J. distinguendus* (FL.)).
- O.3.1          Genitalsegment total von der Seite.
- O.3.2          Pygofor und Ventralrohr von ventral; Subgenitalplatten, Styli und Aedeagus entfernt, Makrochäten nicht mitgezeichnet.
- O.3.3          Subgenitalplatten, Styli und Aedeagus in Aufsicht von dorsal.
- O.4            Die weiblichen Genitalarmaturen (schematisiert für *J. sursumflexus* (TH.)).
- O.4.1          Genitalsegment total in Aufsicht von ventral; Maßangaben: a = Länge des Genitalsegments; b = Breite des Genitalsegments; c = Länge der Ovipositorbasis; d = Länge der Gl IX.
- O.4.1.1        Genitalsegment von *J. allobrogicus* (RIB.); Raster-Elektronen-Mikroskop 160fach.
- O.4.2          Genitalsegment von der Seite; optischer Schnitt.
- O.4.2.1        Genitalsegment von *J. allobrogicus* (RIB.); Raster-Elektronen-Mikroskop a)160fach, b)400 fach.
- O.4.3          Genitalsegment von dorsal.

- 0.4.4 Ei von *J. allobrogicus* (RIB.).
- 0.5 Kopulation.
- 0.5.1 Gesamtansicht, schematisch.
- 0.5.2 Detail für *J. distinguendus* (FL.).
- 0.5.3 Detail für *J. sursumflexus* (TH.).

Männliche Genitalarmaturen:

Serie A: Subgenitalplatte rechts und Stylus in Aufsicht von dorsal

B: Aedeagus (ggf. Konnektiv) in Aufsicht von ventral

C: Aedeagus von der Seite

D: Aedeagus in Aufsicht von dorsal

E: Aedeagus Aufsicht in Richtung der Längsachse

F: Pygofor und Analrohr von dorsal, ohne Makrochäten

G: Pygofor und Analrohr von der Seite.

H: Pygofor und Analrohr von ventral, ohne Makrochäten

J: Pygofor und Analrohr Aufsicht in Richtung der Längsachse kaudo-cephalad.

Weibliche Genitalarmaturen:

Serie K: Sternit VII

L: Genitalsegment von ventral, ohne Makrochäten, deren Insertionsstellen nur links dargestellt.

M: Genitalsegment von der Seite, ohne Makrochäten.

N: Ovipositorbasis und linker Valvifer VIII von ventral.

P: Ovipositorbasis und Valvifer VIII von der Seite.

Q: Ovipositorbasis, Valviferien VIII, Basalklappenapparat und Genitalraum in Aufsicht von dorsal; distale Partien des Pygofors, der Gonapophysen und Tergite weggelassen.

R: Ovipositorbasis in Aufsicht in Richtung der Längsachse cephalo-kaudad.

10.1.2 ARTEN - KENNZIFFERN

1. *Jassargus distinguendus* (FL.); Nordhessen: Umgebung Marburg/L.
2. *Jassargus curvatus* RIB; Frankreich, Pyrenées orientales: Chaos de Targassone.
3. *Jassargus geresensis* LD; Spanien, ♂ Lugo: Puerto de Pietrafita; ♀ Santander: Reinosá.
4. *Jassargus franzi* RE. S.; Spanien ♂ Santander: Cabuerniga; ♀ Oviedo: Cabo Vidio.

5. *Jassargus obtusivalvis* (KBM.); ♂ Austria, Burgenland: Illmitz; ♀ Rheinland-Pfalz: Münster a. St.  
Abb. R 5a: Spanien, Guarda: Serra d'Estrella, Manteigas. Abb. R 5b: Frankreich, Pyrenées orientales: Axat; Abb. R5c: Frankreich, Pyrenées orientales: Arles s' Tech; Abb. R 5d: Frankreich, Drôme: Serves.
6. *Jassargus avennicus* RIB.; Frankreich ♂ Gard: St. Nazaire; ♀ Alpes maritimes: Luceram.  
Abb. R 6a: Rheinland-Pfalz: Münster a. St.; Abb. R 6b: Frankreich: Drôme: Donzère; Abb. R 6c: Frankreich, Gard: St. Nazaire; Abb. R 6d: Frankreich, Var: St. Maximin; Abb. R 6e: Frankreich, Alpes maritimes: Carpasio.
7. *Jassargus bicorniger* (TH.); Italien, Friuli: Tolmezzo.
8. *Jassargus hartigi* (WG.); Italien, Verona: St. Vigilio.
9. *Jassargus graecobtus* RE.S.; Griechenland, Florina: Oxia bei Mikrolimni.
10. *Jassargus flori* (FIEB.); Austria, Burgenland: Illmitz.
- 11.1 *Jassargus alpinus neglectus* (TH.); Tschechoslowakei, Mähren: Jilemnice.  
Abb. 11.1a: Schweden, Norbott: Lulea; Abb. 11.1b: Schweden, Norbott: Tornio (nach LINNAVUORI 1969, Abb. 127b; maßstabsgerecht vergrößert).
- 11.2 *Jassargus alpinus alpinus* (TH.); Abb. 11.2a: Austria, Lungau: Katschberg-Paß; Abb. 11.2b: Hessen: Rhön, schwarzes Moor; Abb. 11.2c: Niedersachsen, Harz: Wurmberg.
- 11.3 *Jassargus alpinus alemannicus* WG.; ♂ Abb. 11.3a: Austria, Tirol: Lechthaler Alpen, Bleispitze; Abb. 11.3b: Baden: Schwarzwald, Gießhübel; ♀ Abb. 11.3: Baden: Schwarzwald, Großer Belchen.

- 11.4 *Jassargus alpinus cebennicus* RIB.; Frankreich,  
Dptmt. Lozère: Mt. Aigual; ♀ Frankreich, Dptmt.  
Alpes maritimes: oberes Caramagne Tal.
- 11.5 *Jassargus alpinus carpaticus* LOGV.; Ukraine:  
Volyshaja, Ratnovshij-Bezirk.
12. *Jassargus altaicus* VILB.; ♂ nach VILBASTE 1965,  
Abb. 49; maßstabsgerecht vergrößert.
13. *Jassargus bobbicola* RE. S.; Italien, Lombardia:  
Moggio.
14. *Jassargus baldensis* RE. S. ; Italien, Lombardia:  
Monte Baldo.
15. *Jassargus repletus* (FIEB.); ♂ Schweiz, Wallis:  
Gampinen; ♀ Italien, Lombardia: Piani di Bobbio.
16. *Jassargus heptapotamicus* MITJ.; nach MITTJAEV 1967,  
Abb. 1,2,17; maßstabsgerecht vergrößert.
17. *Jassargus sursumflexus* (TH.); ♂ Holstein: Salem;  
♀ Hessen: Schönstadt.
18. *Jassargus cordiger* (RIB.); Frankreich, Dptmt.  
Pyrenées orientales: südöstlich Loc de Bouillole.
19. *Jassargus allobrogicus* (RIB.); Westfalen: Hilchen-  
bach, Rothaar-Gebirge; Abb. B, C 18 a-d: Baden:  
Gießhübel, Schwarzwald.
20. *Jassargus hispanicus* RE. S.; Spanien, Huesca:  
Col de Faidella.
21. *Jassargus caucasicus* LOGV.; UdSSR, Ujeuno Ingumetija.
22. *Jassargus bisubulatus* (TH.); Italien, Lombardia:  
Taceno.
23. *Jassargus bispinatus* (TH.); Jugoslawien, Triest:  
Kocina.
24. *Jassargus latinus* (WG.); Italien, Lombardia:  
Cortenova.
25. *Jassargus bucerus* DLAB.; ♂ ASSR Nahičevan: Ordu-  
badskij-Bezirk; ♀ : UdSSR, Grusien: Tbilisi.
26. *Jassargus kurdicus* RE. S.; Irak, Mossul: ♂ Kadish,  
♀ Zawitha.

27. *Jassargus ucrainicus* LOGV.; UdSSR, Ujeuno Ingumetija, St. Nesterovka.
28. *Jassargus firmus* LOGV.; UdSSR, Grusien: Sagarediso, Znakov, Poljana.
29. *Jassargus japheticus* EM.; ♂ nach EMFLYANOV 1966, Abb. 100-102; maßstabsgerecht vergrößert.  
♀ UdSSR Ujeuno Ingumetija Verhnyi Alkun.

#### 10.2 VERBREITUNG:

Nach Möglichkeit wurden die Funde einzeln kartiert. Durch Schraffur zusammenhängend dargestellte Areale sind nur dann angegeben, wenn die Verbreitung in diesen Gebieten sehr gut belegt ist und kaum bezweifelt werden kann. In Punktlinien ausstreichende Schraffur zeigt Unsicherheit über die Verbreitungsgrenze an. Die aus der Literatur übernommenen Fundorte sind mit einfachen Symbolen dargestellt, die eigenen bzw. die aus der Sammlung REMANE mit fett gedruckten. Ein ? neben einem Symbol besagt, daß der Verfasser gegen die Zuverlässigkeit der Meldung Bedenken hegt (vgl. dazu im Text); ein einfaches ? besagt, daß die Richtigkeit der Meldung sehr stark angezweifelt werden muß.



0.1



0.21

a

b

c



0.22

b

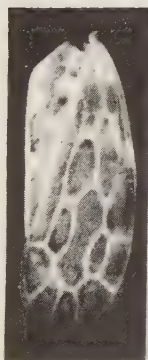
a



0.23

a

b



0.24



0.25

a

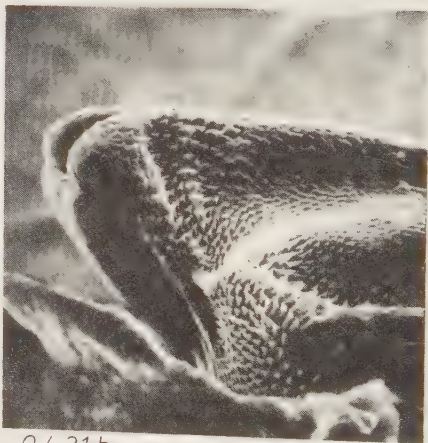
b



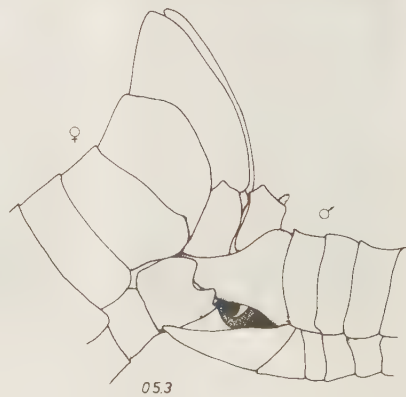
04.11



04.21a

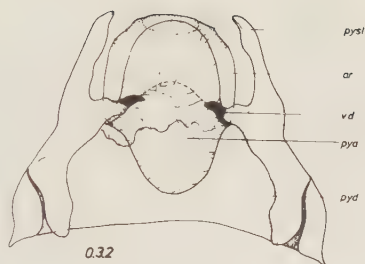


04.21b

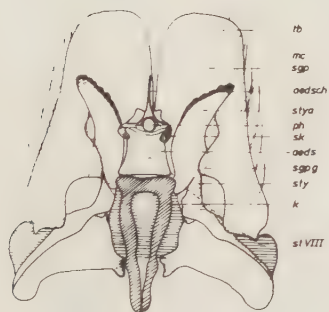




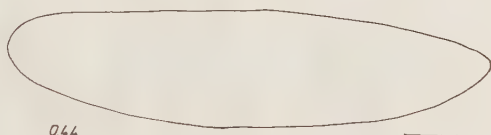
031



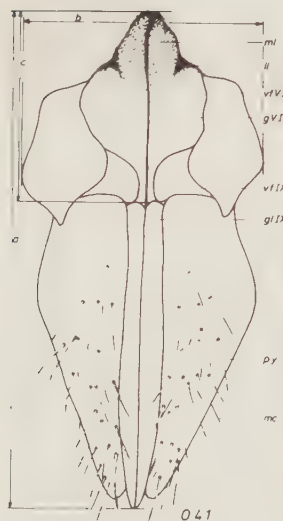
032



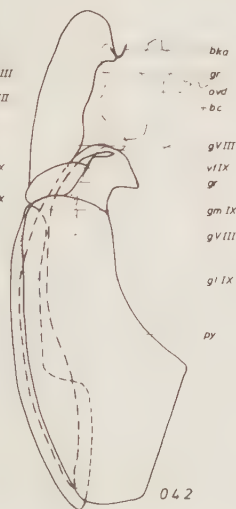
033



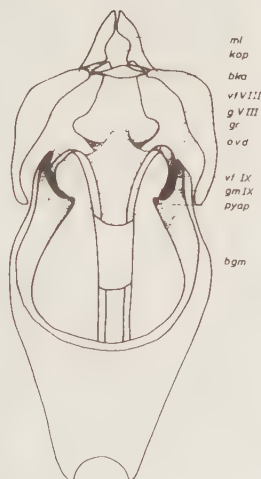
044



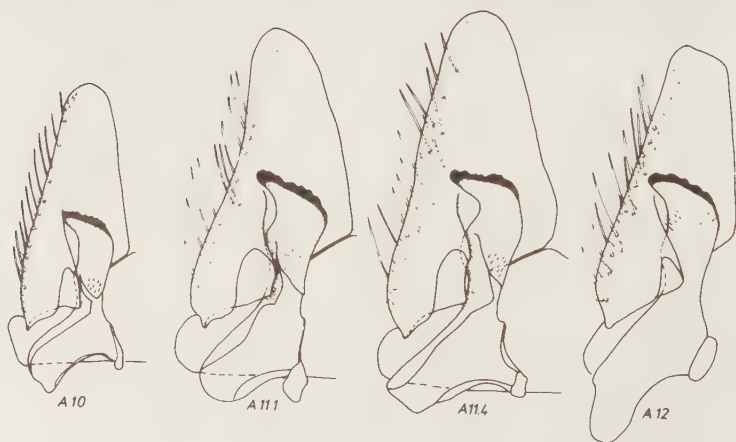
041



042



043





A 13



A 14



A 15



A 17



A 18



A 19



A 20



A 21



A 22



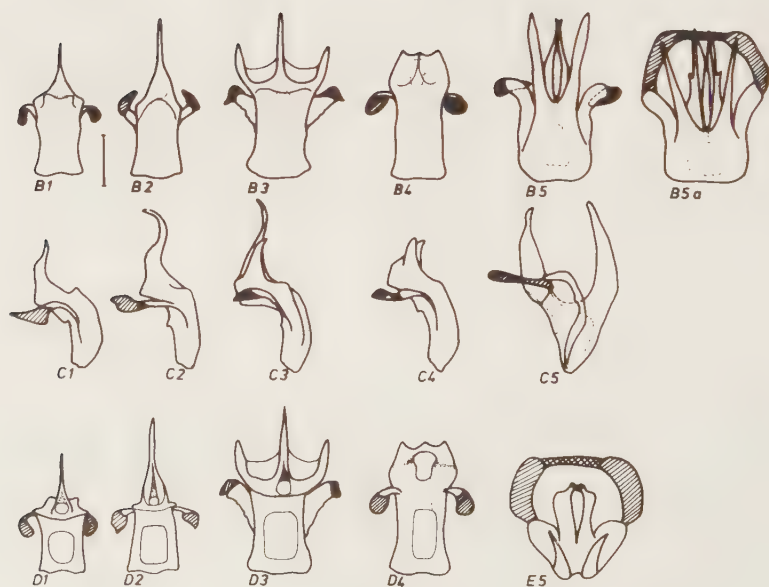
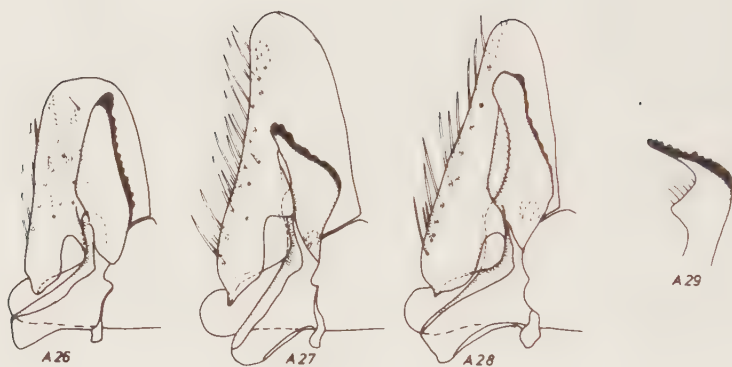
A 23



A 24



A 25





B7



B8



B9



B10



C7



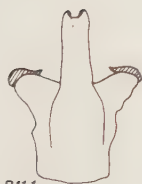
C8



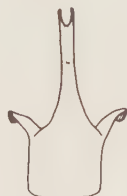
C9



C10



B11.1



B11.3



C11.1



C11.1a



C11.1b



C11.2a



C11.2b



C11.2c



C11.3a



C11.3b



B 11.4



B 11.5



B 12



B 13



B 14



C 11.4



C 11.5



C 12



C 13



C 14



B 15



B 16



B 17



B 18



C 15



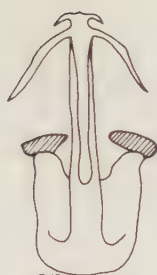
C 16



C 17



C 18



B 19



B 19a



B 19b



B 19c



B 19d



C 19



C 19a



C 19b



C 19c



C 19d



B 20



B 21



B 22



B 23



B 24



C 22



C 23



C 24



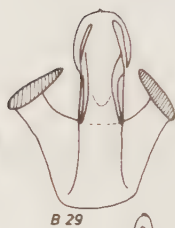
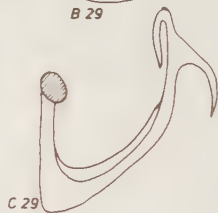
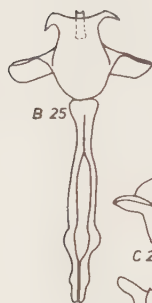
C 20

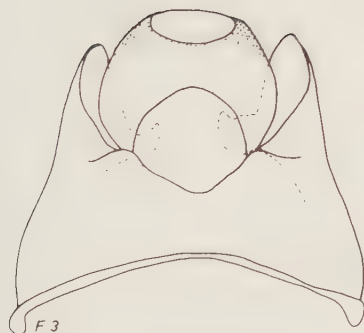
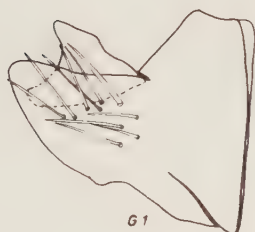
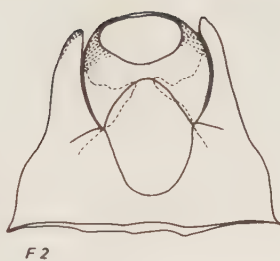
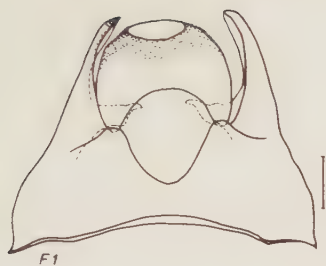


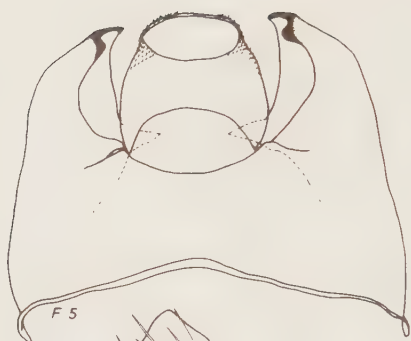
C 21



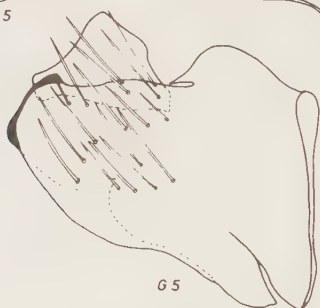
D 22







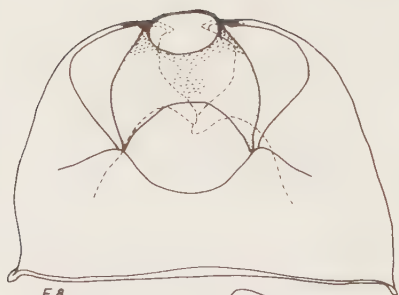
F5



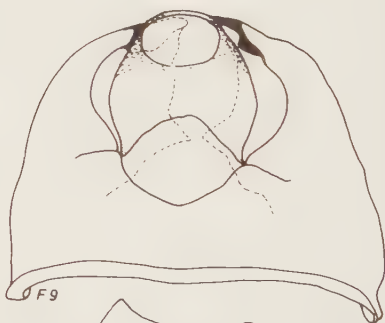
G5



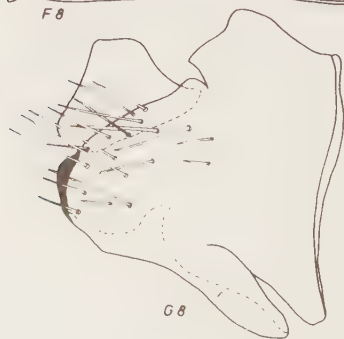
G6



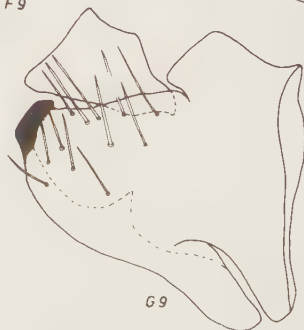
F8



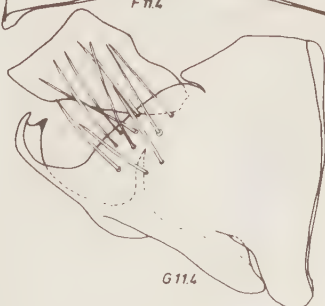
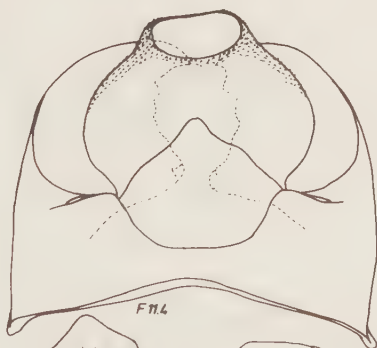
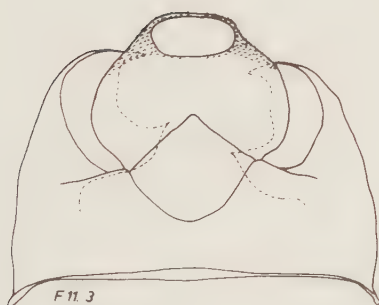
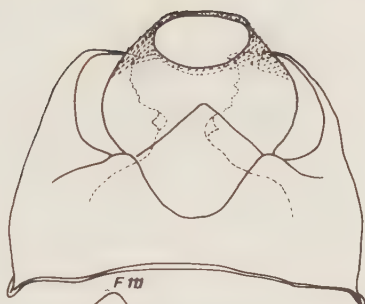
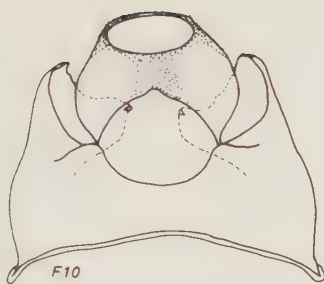
F9

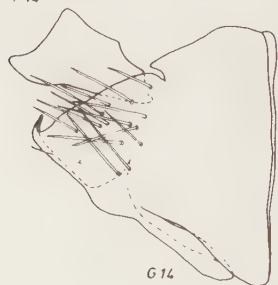
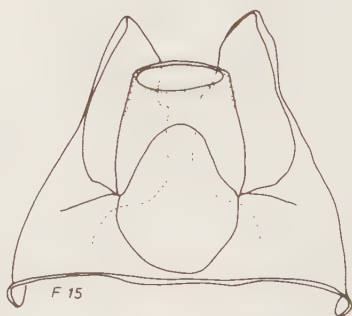
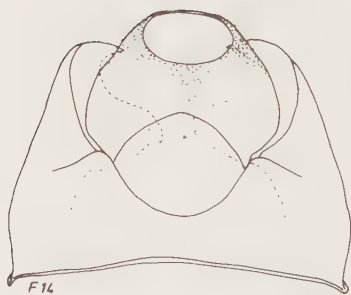
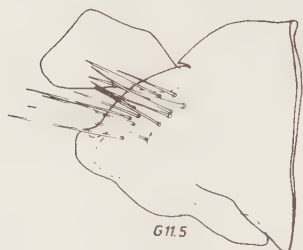
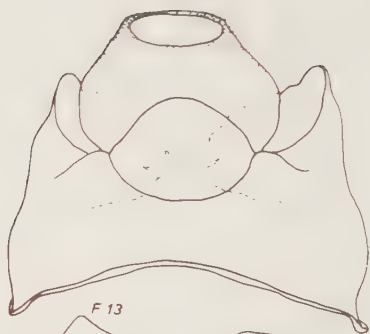
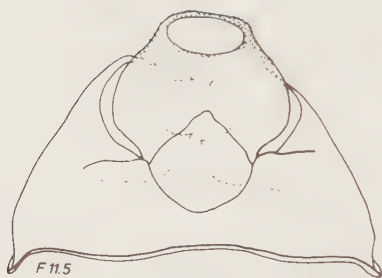


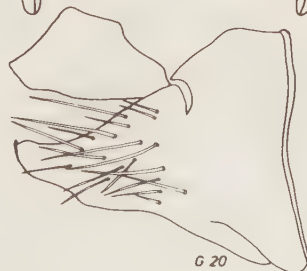
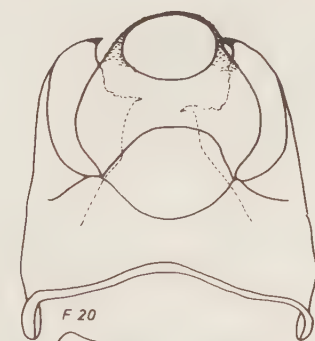
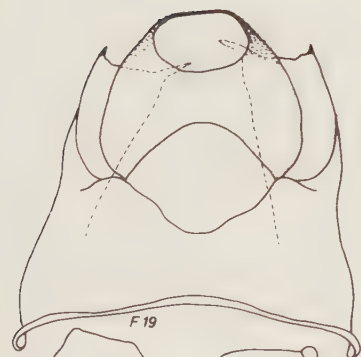
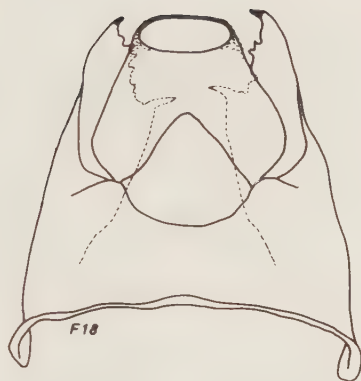
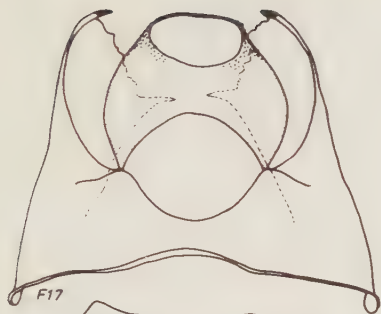
G8

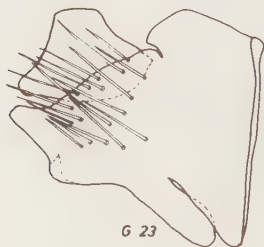
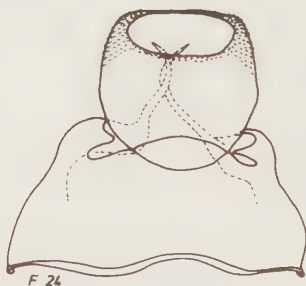
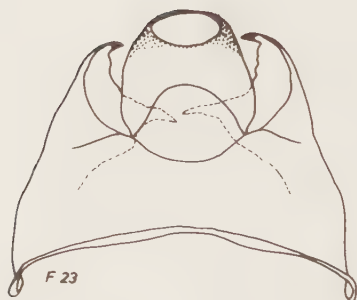
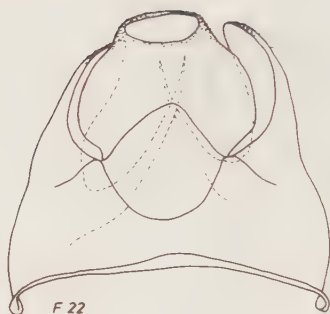
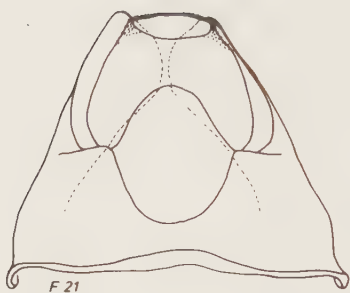


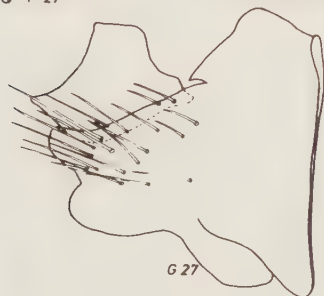
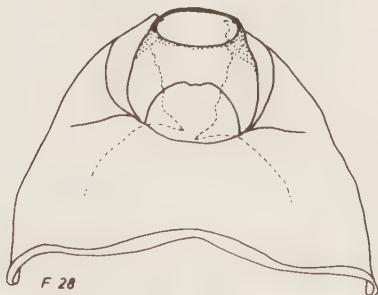
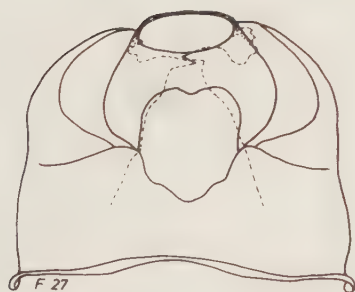
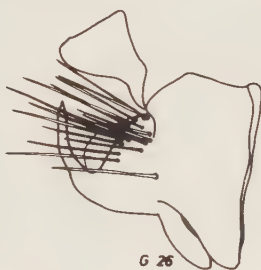
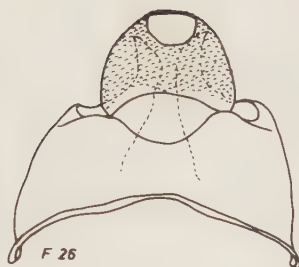
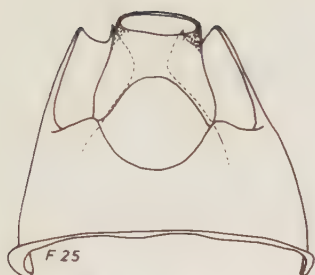
G9

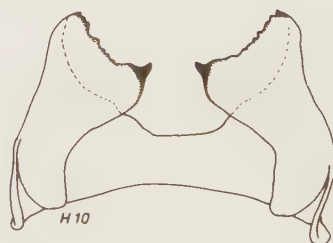
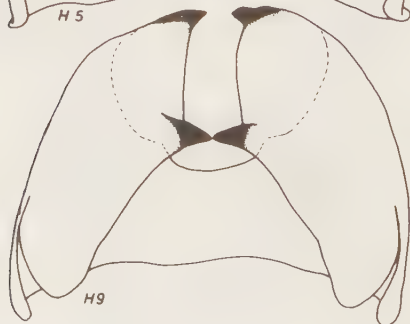
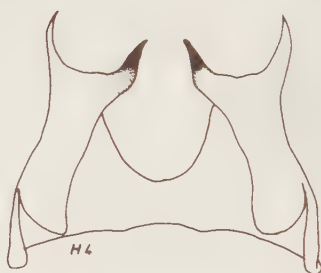
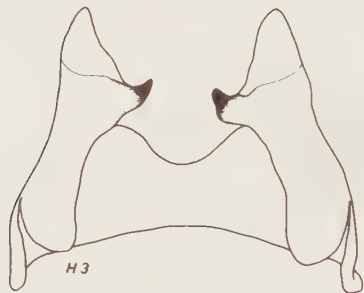
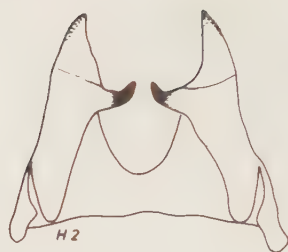


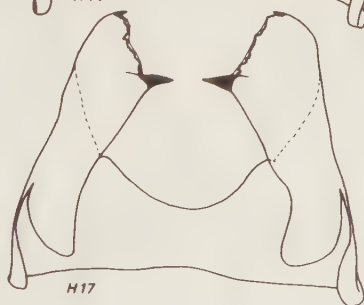
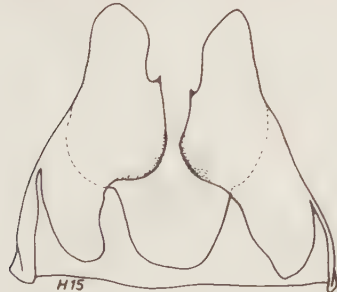
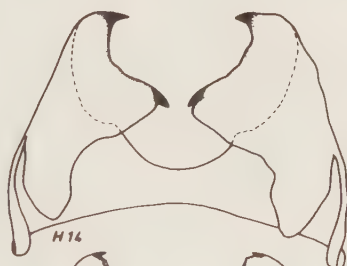
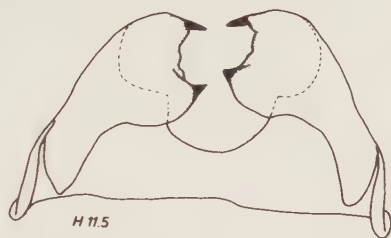
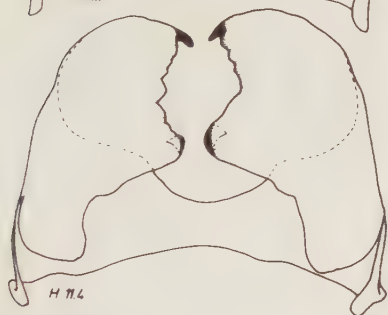
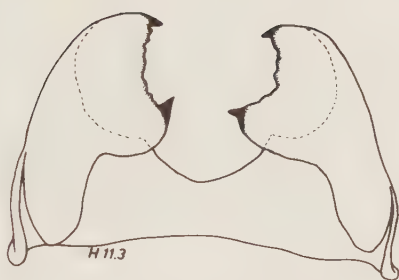
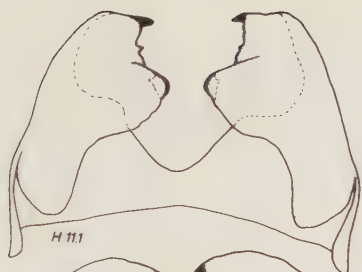


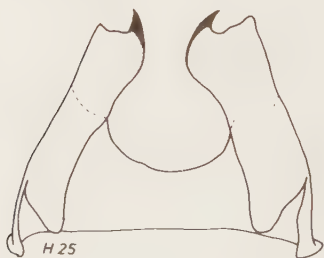
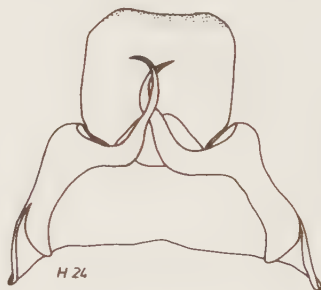
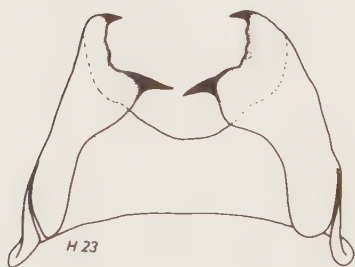
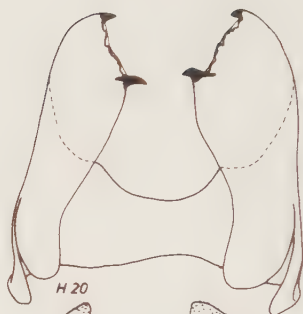
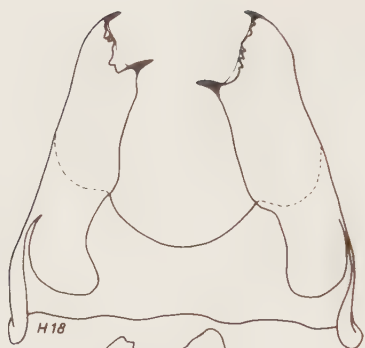


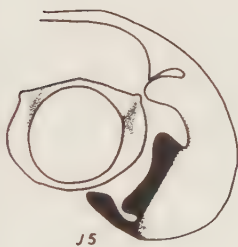
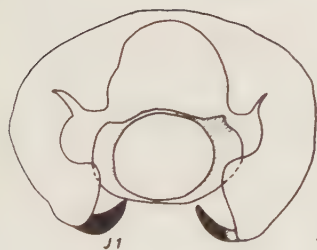
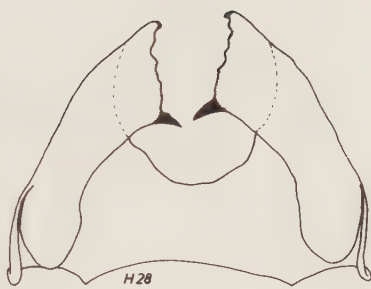
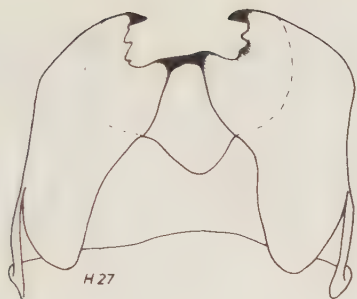






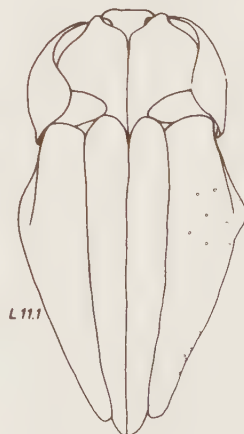
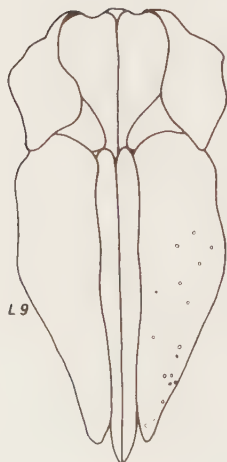
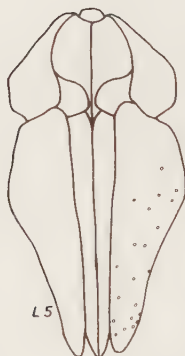
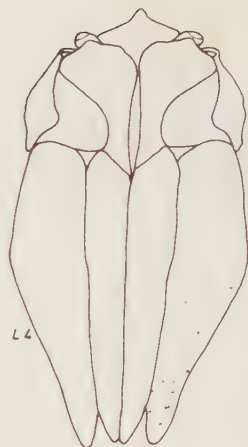














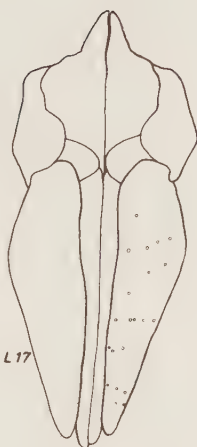
L 13



L 14



L 15



L 17



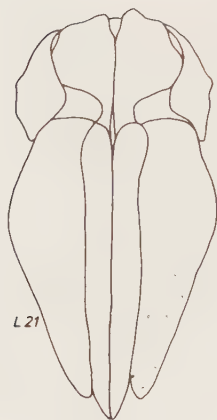
L 18



L 19



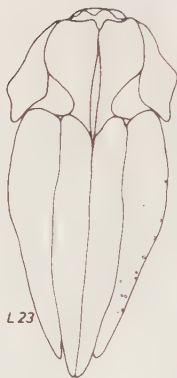
L 20



L 21



L 22



L 23



L 24



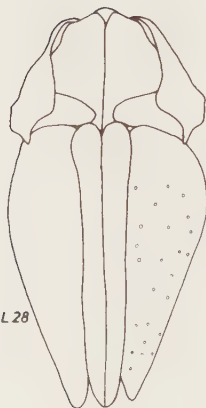
L 25



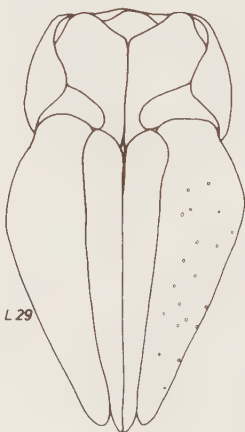
L 26



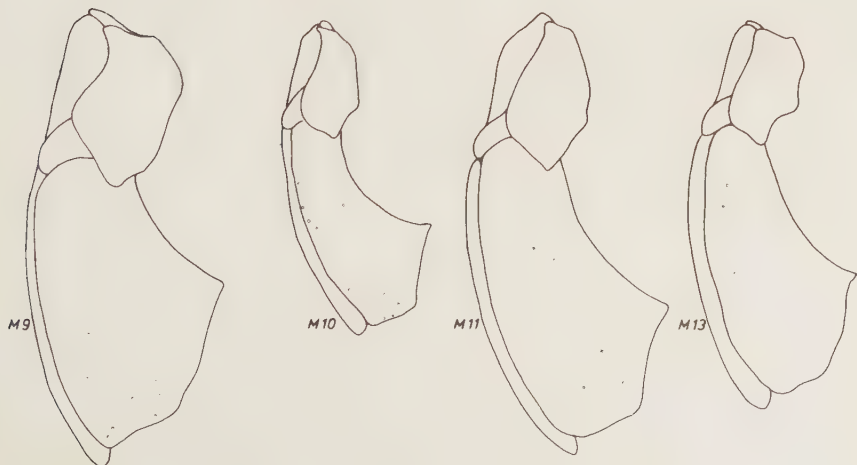
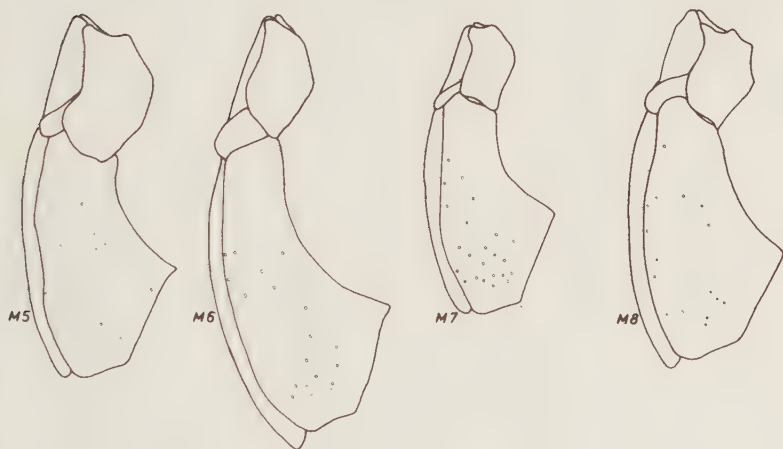
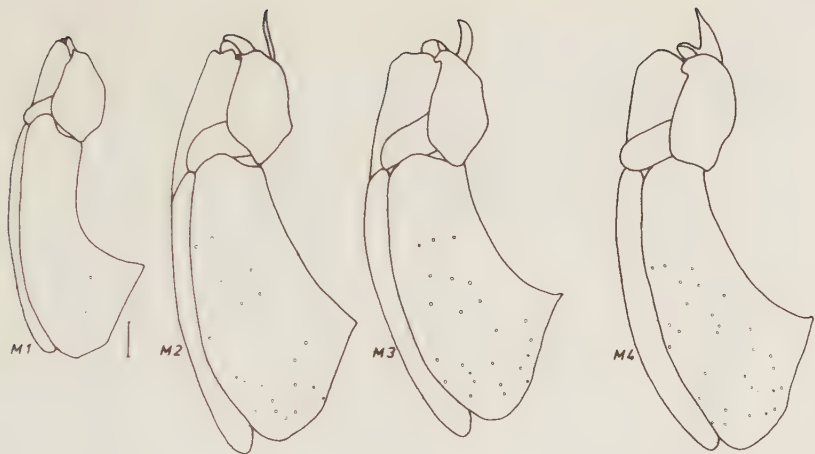
L 27

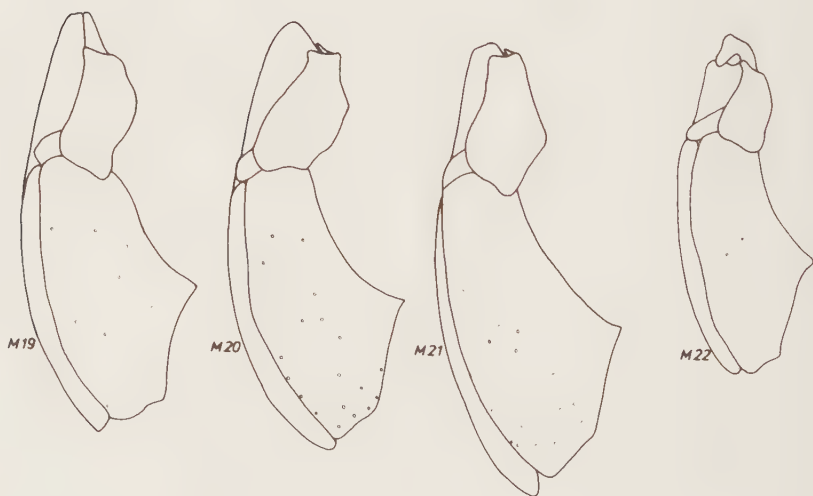
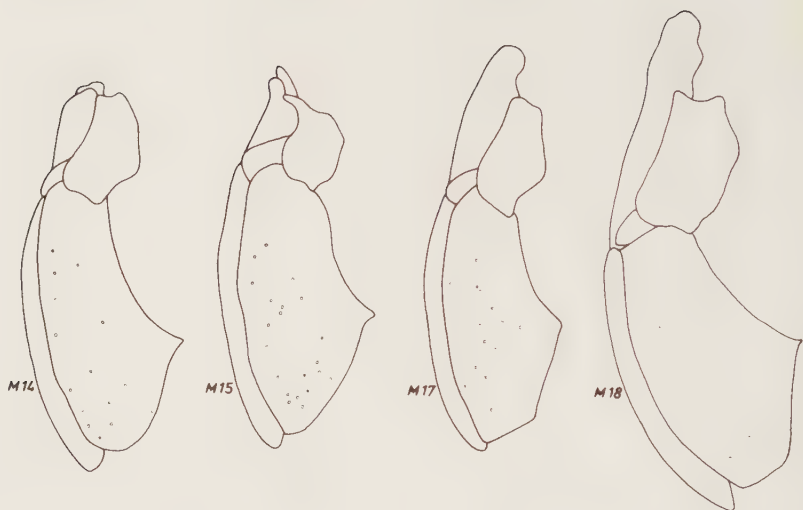


L 28



L 29







M23



M24



M25



M26



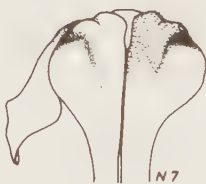
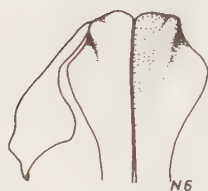
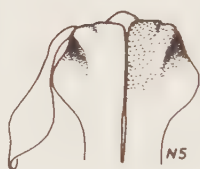
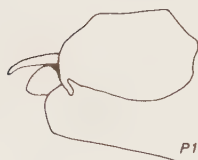
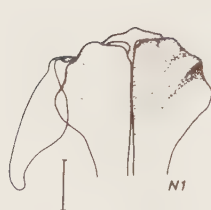
M27



M28



M29





N9



N10



N11.1



P9



P10



P11.1



N11.1a



N11.2a



N11.2b



N11.3



N11.4



P11.3



N11.4a



N13



N14



N15



P13



P14



P15



N17



N18



N19



P17



P18



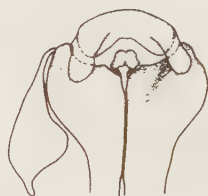
P19



N20



N21



N22



P20



P21



P22



N 23



N 24



N 25



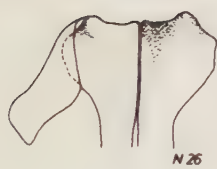
P 23



P 24



P 25



N 26



N 27



N 28



P 26



P 27



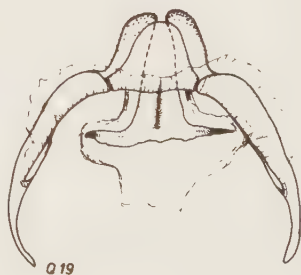
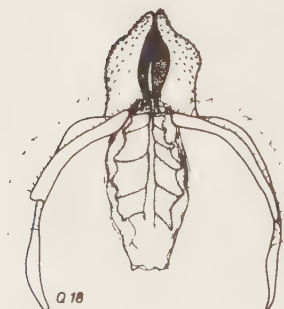
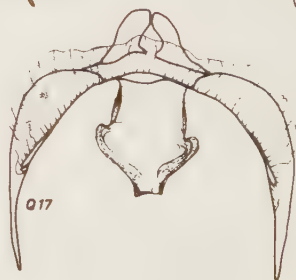
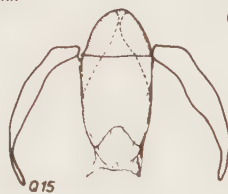
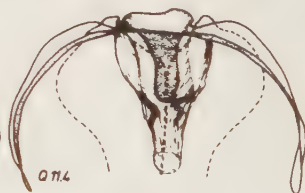
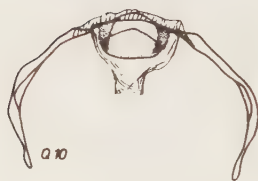
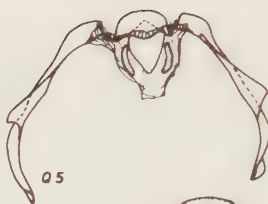
P 28

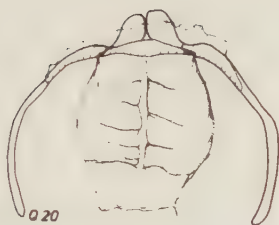


N 29

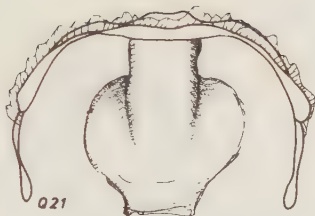


P 29

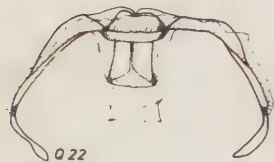




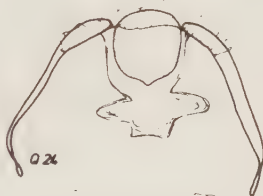
Q20



Q21



Q22



Q24



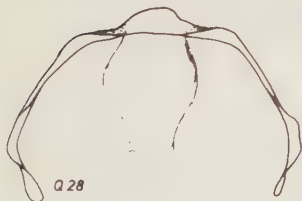
Q25



Q26



Q27



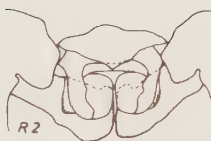
Q28



Q29



R1



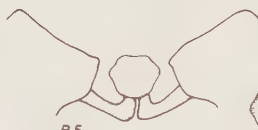
R2



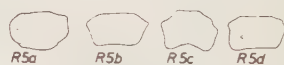
R3



R4



R5



R5a



R5b



R5c



R5d



R6a



R6b



R6c



R6d



R6e



R10



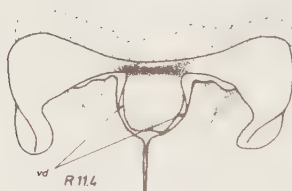
R7



R7a



R8



R11.4



R13



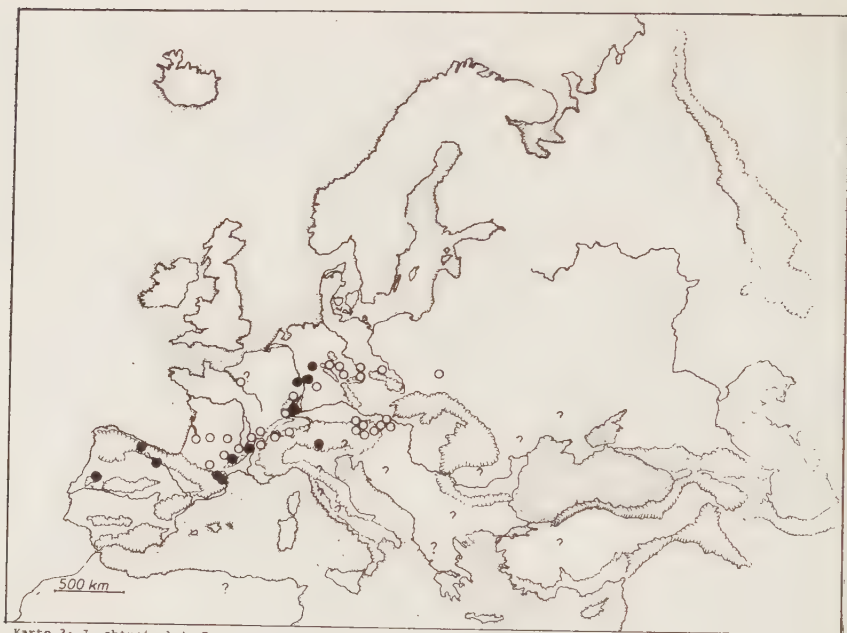
R22



Karte 1: *J. distinguendus* ○.



Karte 2: *J. distinguendus* ▽, *J. curvatus* △, *J. franzi* □,  
*J. geresensis* ◇.



Karte 3: *J. obtusivalvis* O.



Karte 4: *J. obtusivalvis* O, *J. avennicus* □,  
Übergangsformen □.



Karte 5: *J. bartini* ○, *J. hispinatus* ▽, *J. bicorniger* △,  
*J. ucrainicus* □, *J. firmus* ◇, *J. caecobtus* D.



Karte 6: *J. flori* ○.



Karte 7: *J. bisubulatus* O.



Karte 8: *J. alpinus*: neglectus  $\square$ , cebennicus  $\triangle$ , alpinus  $\diamond$ ,  
alerannicus  $\nabla$ ; *J. hotticola*  $\circ$ , *J. baldensis*  $\blacklozenge$ .



Karte 9: *J. repletus* O.



Karte 10: *J. sursunflexus* O., *J. ceruiner* Δ, *J. hispanicus* □.



Karte 11: *J. allobrogicus* ○, *J. caucasicus* △, *J. japheticus* □.



Karte 12: *J. latinus* ○, *J. bucerus* △, *J. kurdicus* □.

## Lebenslauf

Als einziges Kind meiner Eltern, des Handwerkes Otto Schulz und seiner Ehefrau Gertrud, geborene Nedballa, wurde ich, Klaus Schulz, am 24. 9. 1948 in Herne/Westfalen geboren. Nach ordnungsgemäß durchlaufener Schulzeit legte ich die Reifeprüfung am "Städtischen mathematisch-naturwissenschaftlichen Jungengymnasium in Herne" am 3. 7. 1967 ab. Im WS 1967/68 immatrikulierte ich mich für die Fächer Biologie und Chemie an der Philipps-Universität Marburg/Lahn mit dem Ziel, die Befähigung für das Höhere Lehramt zu erlangen. Das ganze Studium wurde in Marburg absolviert und im Juli 1973 mit dem 1. Staatsexamen erfolgreich abgeschlossen.

Meine Hochschullehrer waren in der Biologie vornehmlich Prof. Dr. F. Kessel, Prof. Dr. H.-U. Koecke, Prof. Dr. R. Remane (Zoologie), Prof. Dr. W. Nultsch, Prof. Dr. H. Senger und Prof. Dr. W. Wehrmeyer (Botanik), in der Chemie Prof. Dr. E. Pfeil.





